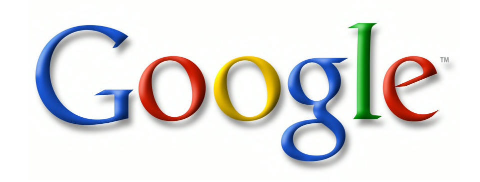
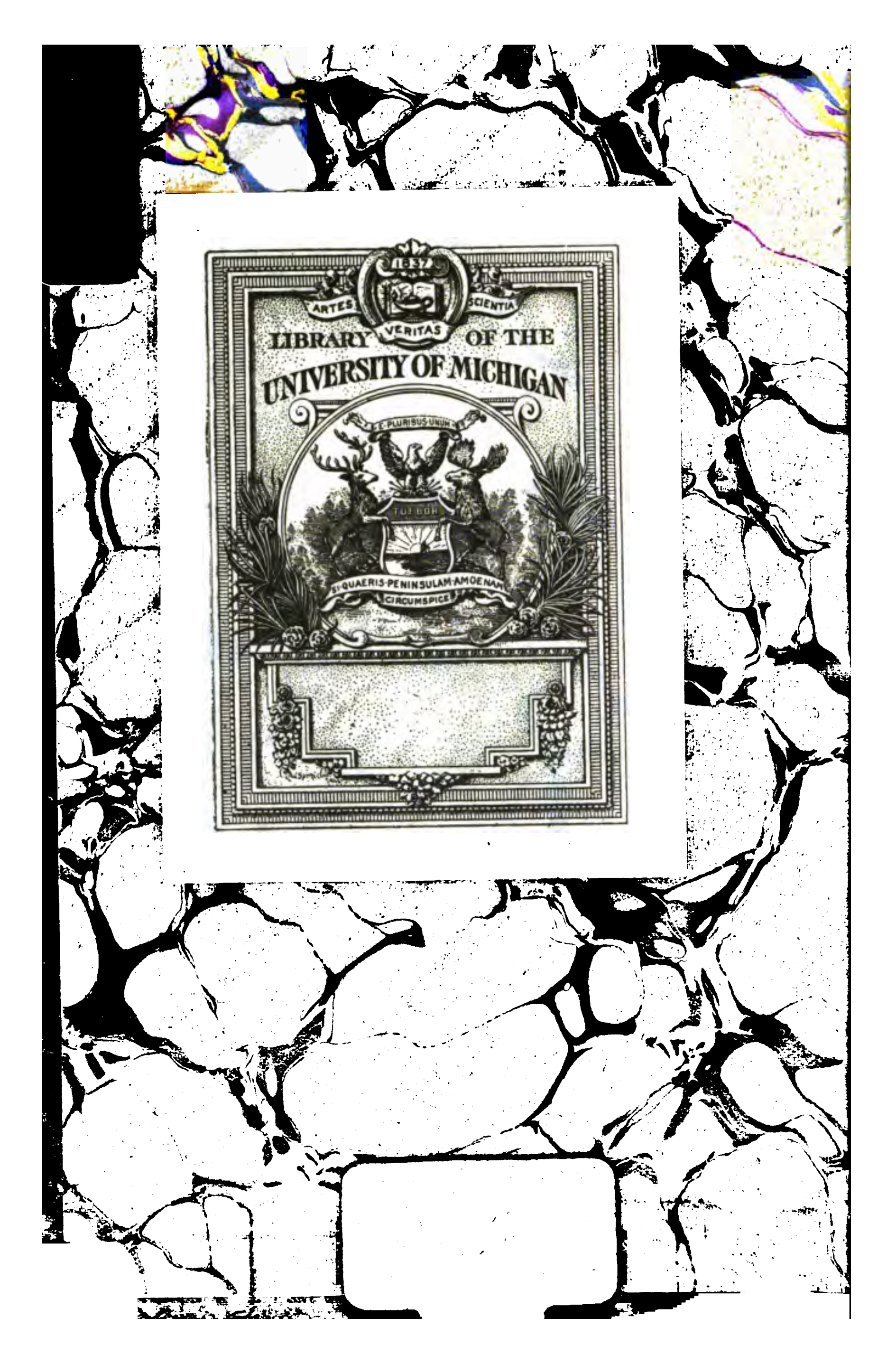



1837
ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
E PLURIBUS UNUM
TUEBOR
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE



Bibliothèque de Philosophie scientifique

L. BLARINGHEM
Chargé de Cours à la Sorbonne

Les TRANSFORMATIONS brusques des êtres vivants

Avec 49 figures dans le texte



PARIS
ERNEST FLAMMARION, ÉDITEUR
26, RUE RACINE, 26



Les Transformations brusques des êtres vivants

OUVRAGES DU MÊME AUTEUR

Mutation et traumatismes; action des traumatismes sur la variation et l'hérédité, 248 pages et 8 planches doubles. *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique*, 1907, et F. Alcan, Paris.

Traduction française, sous le titre *Espèces et Variétés*, de l'ouvrage de M. Hugo de Vries : *Species and Varieties, their origin by mutation*, 1908, 550 pages. Alcan.

Parthénogénèse des végétaux supérieurs, 60 pages, 17 figures. *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique*, 1909.

L'Amélioration des Crus d'orges de brasserie, 1910. Paris, 22, avenue de Wagram, 220 pages et 20 tableaux.

Les Mutations de la Bourse à pasteur (*Capsella Heegeri*, *C. Viguieri*). *Bulletin Scientifique de la France et de la Belgique*, 1910, 35 pages, 10 figures, 1 planche.

La Notion d'espèce et la disjonction des hybrides, d'après Charles Naudin. *Progressus rei Botanicœ*, 1911, 91 pages. Iena.

Bibliothèque de Philosophie scientifique

L. BLARINGHEM

CHARGÉ DE COURS A LA SORBONNE

LES Transformations brusques des êtres vivants

AVEC 49 FIGURES DANS LE TEXTE



PARIS

ERNEST FLAMMARION, ÉDITEUR

26, RUE RACINE, 26

1911

INTRODUCTION

Ce livre renferme l'exposé de quelques preuves en faveur de la mutation, ou théorie de la variation brusque des espèces, soutenue dans ces dix dernières années par Hugo de Vries et ses élèves. J'ai cru devoir rappeler quelques-unes des expériences les plus convaincantes du professeur hollandais; bien qu'elles aient été publiées depuis longtemps et en diverses langues [1], il semble que la plupart des adversaires de cette théorie n'ont pas cherché à acquérir une connaissance suffisante des travaux considérables sur lesquels elle repose.

J'ai surtout voulu donner sur le sujet une opinion personnelle, exposant fréquemment mes propres observations et mes expériences, pour montrer que tout naturaliste peut se rendre compte, avec des matériaux très divers, de l'importance de la nouvelle théorie au point de vue de la transformation des espèces. En moins de dix ans, j'ai assisté à la métamorphose de plus de vingt types de plantes, et, si je n'ai pas

1. *Die Mutationstheorie*. Leipzig, I, 1901; II, 1903.
Species and Varieties; their Origin by Mutation, Chicago et Londres, 1905; 2e édition, 1907, 846 p., traduction française de la seconde édition par L. Blaringhem, sous le titre *Espèces et Variétés*. Paris, 1908.
Plant Breeding; comments on the experiments of Nilsson and Burbank. Londres, 1907, 360 p.

1

recueilli des documents décisifs sur toutes ces mutations, c'est que le temps et l'espace nécessaires aux cultures m'ont manqué; il me paraît prouvé que ce n'est pas la rareté des mutations, mais la difficulté de leur étude, qui les a fait négliger par les naturalistes.

Il y en a bien peu qui nient l'importance des travaux de Hugo de Vries. La plupart des adversaires de la théorie de la mutation se rangent en deux camps : certains invoquent l'autorité de Bateson pour prétendre que la variation brusque des espèces n'est qu'un cas particulier de la combinaison et de la disjonction des caractères dans les hybrides; les autres déclarent que le transformisme de Lamarck et de Darwin n'a rien à faire avec les « sports » qui peuvent tout au plus fournir un semblant d'explication de la multiplicité des variétés horticoles. Je ne discuterai qu'accessoirement ces opinions, mais le plan de ce livre résulte, en partie, de la nécessité dans laquelle m'ont placé les adversaires de la mutation, de réfuter leurs arguments. En particulier, je montrerai que de nombreux essais de croisements ont été faits pour expliquer les mutations étudiées depuis vingt ans, sans qu'on ait pu interpréter les résultats par la simple application des règles de Mendel. On a dit aussi que le seul exemple connu de mutation est celui de l'Œnothère de Lamarck; c'est sans doute celui qui a été le plus étudié et le plus discuté, mais il en existe des exemples beaucoup plus nets et plus décisifs; pour les mettre en relief, j'en exposerai quelques-uns au début de ce livre.

De Vries a insisté longuement sur la périodicité des mutations, sur l'indépendance des mutations et du milieu extérieur; tout mon effort porte à faire prévaloir une opinion contraire. Les preuves réunies en faveur de la possibilité de modifier artificiellement l'hérédité des animaux et des plantes sont, pour la plupart, favorables à la théorie de la variation brusque

des caractères de variétés, d'espèces ou de genres; mais elles établissent aussi que les changements résultent de l'intervention active des agents externes, des *facteurs primaires de l'évolution*, selon l'expression de Giard. Des changements brusques dans la nutrition des cellules sexuelles, des œufs, des bourgeons, des larves, surtout pendant les périodes de métamorphose ou de croissance rapide, entraînent des variations brusques et héréditaires de caractères spécifiques, des mutations dans le sens propre du mot.

Il ne paraît pas à vrai dire y avoir de relation directe entre les changements des caractères et les causes extérieures qui les déterminent. J'ai l'impression que chaque espèce, chaque famille possède, en plus de ses caractères visibles, une série d'autres caractères latents ou une série d'autres combinaisons équilibrées des caractères; les mutations nous présentent quelques termes de la série qui ne sont pas tout à fait inattendus pour ceux qui ont étudié les affinités des familles mutantes.

La comparaison suivante semble rendre suffisamment compte des faits. En chimie, on ne connaît bien un corps simple que si l'on a étudié quelques termes de la série des corps composés le renfermant, lui ou d'autres corps simples de la même famille. La connaissance des composés où entrent le Zinc, le Fer, le Cobalt et le Chrome est utile, sinon indispensable, pour donner une idée des composés où l'on pourra faire entrer le Nickel; cette étude est d'ailleurs indépendante de celle des épreuves ou des réactions que tente le chimiste qui désire obtenir les composés nouveaux. Le milieu extérieur me paraît jouer, en biologie, le rôle de la température et de la pression en chimie; il détermine le moment précis où aura lieu la *dissociation des caractères*, c'est-à-dire la période de mutabilité de l'espèce; les équilibres nouveaux, les espèces nouvelles qui en résultent obéissent aux lois

des affinités et peuvent être déterminées indépendamment des épreuves directes.

Comme on le verra par l'étude des mutations récentes de Crucifères, on est conduit aussi à substituer la notion de polyphyllétisme des espèces, des genres, des familles systématiques à celle du monophyllétisme qui domine les conceptions de Darwin et d'Haeckel.

La théorie du changement brusque des espèces selon leurs affinités et par l'action directe du milieu semble confirmée par les observations récentes des botanistes, des zoologistes et des paléontologistes; elle précise le rôle des facteurs physiques de la variation (chaleur, lumière, eau) et la nature des éléments (caractères et organes) qui subissent des modifications; par là, elle facilite la critique et provoque des épreuves expérimentales; elle conserve, des hypothèses de Lamarck et de Darwin, quelques-unes des notions les plus simples dont le groupement suffit à expliquer la plupart des problèmes de l'évolution.

L. Blaringhem.

Paris, le 10 décembre 1910.

Les Transformations brusques des êtres vivants

LIVRE PREMIER

PRODUCTION DE NOUVELLES VARIÉTÉS PAR MUTATION

CHAPITRE PREMIER

Le Fraisier monophylle de Duchesne.

Découverte, en 1763, dans un semis du Fraisier des bois, d'un Fraisier à feuilles simples qui se reproduit par graines. — Espèce ou variété ? L'espèce et la variété des classificateurs, de Linné, d'Adanson ; l'espèce de Ray et de Duchesne. — Étude critique de la variation du Fraisier : formes connues de Duchesne, leur classification ; la forme monophylle n'est pas un hybride ; c'est une variété à feuilles non dissociées (fasciées). — Variétés monophylles du Faux-Acacia, du Frêne, du Noyer, du Mélilot.

L'histoire du Fraisier monophylle est bien connue. En 1763, un botaniste amateur et naturaliste de grande valeur, Duchesne, observa la naissance d'une nouvelle forme de Fraisier dans des conditions expérimentales qui ne permettent pas de douter qu'on ait affaire à la variation brusque d'un type en un autre; la forme nouvelle, décrite et propagée sous le nom de Fraisier monophylle, *Fragaria monophylla* ou *Fra-*

garia vesca var. *monophylla* selon les auteurs, s'est maintenue depuis, avec tous ses caractères nouveaux.

Le père de Duchesne avait semé, en 1760, dans un jardin de la rue Saint-Honoré, à Paris, des graines du Capiton (*Fragaria elatior*) et, en 1761, des graines du Fraisier des bois (*Fragaria vesca*), désirant se rendre compte si des Fraisiers à fruits blancs pouvaient naître de Fraisiers à fruits rouges; les semis furent peu soignés et réussirent mal; quelques plantes seu-

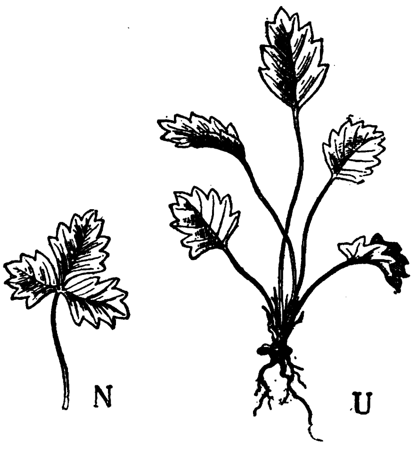


Fig. 1.

lement donnèrent des fleurs et des fruits. En les examinant, le 7 juillet 1763, Duchesne remarqua un pied rabougri, mais d'un vert brillant, dont toutes les feuilles étaient simples (fig. 1, U), au lieu de porter trois lobes ou folioles comme celles du Fraisier ordinaire (fig. 1, N).

Cette découverte détermina Duchesne à se consacrer à l'étude des Fraisiers. La plante anormale fut multipliée par coulants et, l'année suivante, quelques pieds fleurirent. Les grappes, élancées et abondam-

ment ramifiées, les fleurs petites, d'un blanc verdâtre, les fruits allongés et grêles, d'un rouge vif, enchâssés dans la coupe formée par les sépales et les pièces du calicule, montrèrent que cette nouvelle forme ne pouvait être rattachée qu'à l'espèce ordinaire du Fraisier des bois (*Fragaria vesca*). Cette conviction grandit encore après les nombreuses études faites à ce propos par Duchesne, études qui aboutirent à la publication, en 1766, de l'*Histoire naturelle des Fraisiers*, qui est peut-être la plus remarquable monographie de plante cultivée publiée avant le XIX[e] siècle.

Les résultats des cultures de 1764 furent assez surprenants pour passionner un esprit aussi distingué. Les boutures reproduisirent les caractères de la plante souche, ce qui n'a rien de remarquable; mais, en juin 1764, Duchesne récolta les premières graines qui furent aussitôt semées; six semaines plus tard, il constata la transmission héréditaire et intégrale du caractère principal de l'anomalie, c'est-à-dire les feuilles simples. Les boutures avaient alors produit une soixantaine de pieds qui donnèrent de nombreuses graines; Duchesne put en distribuer à des amateurs qui constatèrent tous la constance du caractère. « Je ne m'attendais nullement à cette constance, dit-il. Je commençai par douter qu'elle fût générale à cause du petit nombre de pieds que j'avais élevés; mais en voyant l'expérience se répéter, tant dans notre jardin qu'à Trianon, au Jardin du Roi[1], chez M. Jussieu et chez différents curieux, il a fallu se rendre à l'évidence et reconnaître l'existence d'un Fraisier à feuilles simples qui se reproduit constamment par graines. » Cette forme est si stable qu'on peut encore actuellement se la procurer dans plusieurs jardins botaniques. Quoiqu'elle s'hybride

1. Actuellement le Jardin des Plantes, dépendant du Muséum l'histoire naturelle à Paris.

facilement avec le Fraisier des bois auprès de laquelle on la place, en général, dans les collections, quoique ses fleurs luxuriantes montrent une certaine tendance à l'avortement, elle n'est point disparue malgré l'oubli dans lequel elle est tombée pendant plus d'un siècle; je l'ai eue en culture pendant plusieurs années dans le jardin de l'École Normale, à Paris.

« Est-ce une espèce? Il s'en forme donc de nouvelles. N'est-ce qu'une variété? Combien dans les autres genres y a-t-il donc de variétés qu'on regarde comme des espèces? » Ces questions, accompagnées de nombreux commentaires, montrent que Duchesne a eu, dès 1766, la notion très exacte de la transmutation brusque des formes, qu'il connaissait les difficultés théoriques et pratiques de la distribution des types en espèces, races et variétés.

Duchesne, contemporain de Linné, a vécu à l'époque du triomphe du Système sexuel des végétaux et de la Philosophie botanique; pourtant, il refusa de croire à la fixité des espèces. Il n'était pas seul : Adanson[1], membre de l'Académie des Sciences et de la Société Royale de Londres, discutait à la même date (1763) le problème de la fixité et adoptait l'opinion de Tournefort qui « s'embarrasse fort peu si les plantes qu'il cite sont des espèces ou des variétés, pourvu qu'elles diffèrent par des qualités remarquables et sensibles », ce qui revient à cette idée vraie, ajoute Adanson, « qu'il existe autant d'Espèces qu'il y a de formes différentes de plantes ». D'après la classification de Tournefort et d'Adanson, le Fraisier monophylle de Duchesne était une nouvelle espèce; Linné soutenait, au contraire, que les espèces de plantes sont naturelles, qu'elles ne changent pas dans leur propagation, soit par bourgeons, soit par graines,

1. *Histoire des Familles des Plantes*, 1763. Introduction.

si bien que « les individus meurent, mais l'espèce ne meurt pas ».

Adanson, bien que botaniste classificateur, discuta et réfuta l'affirmation de Linné. Il fit une distinction entre la reproduction par graines et la reproduction par bourgeons ; ceux-ci ne produisent point de variété, ne faisant que continuer l'individu dont ils ont été tirés et cette multiplication « semble s'opposer à la production de nouvelles espèces dans les plantes ». Mais les semis de graines fournissent un nombre prodigieux de variétés, souvent si changées qu'elles peuvent passer pour de nouvelles espèces, surtout lorsqu'elles se reproduisent elles aussi par le semis. Après cette réflexion, Adanson déclare qu'il connaît huit cas de production de ces espèces « dont trois surtout bien remarquables, bien avérés et vus par des vieux botanistes accoutumés à bien voir ». Ces exemples sont relatifs à la production par mutation de deux formes nouvelles de Mercuriale annuelle et à la pélorie de la Linaire, exemple qui fut étudié en détail par M. de Vries (1901 et 1905).

Il est évident que Duchesne avait de l'espèce et de la variété une notion différente, je puis même dire plus exacte. Il semble avoir conservé intacte la doctrine de Ray, dont l'*Histoire générale des plantes*, publiée en trois volumes en 1686, eut une grande influence sur tous les botanistes du XVIIIe siècle; pour lui, les différences spécifiques doivent être assez notables et fixes, indépendantes de la culture, et le moyen de s'assurer de la valeur des différences qu'on observe entre les plantes, c'est d'étudier leur transmission par le semis des graines. Duchesne adopta cette règle dans son étude des Fraisiers.

En 1746, il n'y avait, en France, que trois races de Fraisier reconnues comme appartenant à l'espèce du Fraisier des bois (*Fragaria vesca*); on décrivit sept

espèces nouvelles entre 1746 et 1766, dont celle que l'on cultive dans nos jardins sous le nom de Fraisier ordinaire à gros fruits.

Duchesne, en 1766, donna une description de ces dix formes dont voici le résumé :

1. Le Fraisier des mois, *Fragaria alpina* des botanistes, *Fr. semperflorens* des horticulteurs, était la forme la plus cultivée ; c'est la petite fraise remontante, dite *des Quatre saisons*, si fréquente encore dans les jardins ;
2. Le Fraisier des bois, *Fr. vesca* des botanistes, *Fr. sylvestris* des jardiniers, auquel Duchesne rattache six variétés (le panaché, le blanc, le double, la forme à trochet, celle de Plymouth et le Coucou) ;
3. Le Fraisier Fressant, *Fr. hortensis* des jardiniers, avec une variété à fruits blancs ;
4. Le Fraisier sans coulants, *Fr. efflagellis ;*
5. Le Fraisier monophylle ou de Versailles, *Fr. monophylla ;*
6. Le Fraisier vert, *Fr. viridis ;*
7. Le Fraisier capiton, *Fr. moschata ;*
8. Le Fraisier frutiller, *Fr. chiloensis ;*
9. Le Fraisier ananas, *Fr. ananassa* (avec une variété panachée), groupe des Fraisiers ordinaires à gros fruits ;
10. Le Fraisier écarlate, *Fr. virginiana.*

Les horticulteurs et les botanistes ont admis depuis la possibilité de réunir ces formes, très distinctes et stables dans les semis, en cinq grosses espèces analogues aux espèces de Linné. Dans le *Fragaria vesca* L. on a fait rentrer les races 1, 2, 3, 4 et 5 de Duchesne ; le Fraisier vert n'est qu'une forme du *Fragaria collina* élevé au rang d'espèce par Ehrenberg. Le Capiton est une forme cultivée d'une autre espèce sauvage européenne, le *Fragaria elatior* d'Ehrenberg. Quant aux espèces américaines, qui venaient d'être introduites, elles comprenaient le groupe des Écarlates, à gros fruit triangulaire et pendant, répandu dans toute l'Amérique du Nord et classé sous le nom de Fraisier de Virginie (*Fr. virginiana*), et le groupe des Fraisiers du Chili (*Fr. chiloensis*) à fruits dressés et poilus, tous deux connus de Duchesne. Le Fraisier Ananas,

quoique répandu depuis longtemps dans toute l'Angleterre, semble être plus proche parent des Fraises américaines que des Fraises européennes, mais son origine est obscure.

A partir de la fin du XVIIIe siècle, la culture de la Fraise prit une extension considérable et les botanistes comme les horticulteurs en firent de nombreux croisements. La fréquente séparation des sexes dans les espèces et variétés du Fraisier, contribua aussi pour beaucoup à augmenter le nombre des types, d'autant plus que les variétés à fruits demi-stériles, c'est-à-dire pourvues de réceptacles charnus et sucrés mais à graines rares, sont les plus recherchées et peuvent être multipliées par marcottes. En Angleterre, A. Knight a réalisé, vers 1800, avec ces diverses espèces, plus de quatre cents croisements et il affirme que les Fraisiers de Virginie, du Chili, et à grandes fleurs, qui sont américains, se reproduisent indistinctement lorsqu'on les croise les uns avec les autres, tandis que des croisements analogues tentés entre Fraisiers américains et Fraisiers européens ne donnent que rarement des graines. Quoi qu'il en soit, à l'époque où Duchesne commença ses études sur les Fraisiers, le nombre des espèces, et même des variétés, connues était très restreint et il n'est point possible qu'il y ait eu d'erreurs dans la généalogie du Fraisier monophylle. Sa parenté avec le Fraisier des bois (*Fr. vesca*) est évidente; il faut montrer qu'il n'en dérive point après une hybridation préalable avec une des autres formes connues à cette époque.

Les règles de la combinaison des caractères dans les hybridations sont encore assez mal établies, surtout lorsqu'il s'agit de croisements entre plantes offrant des caractères différentiels aussi accusés que ceux de la plupart des espèces de Fraisier. Toutefois, on sait que les hybrides présentent un mélange des caractères visibles sur les parents, le plus souvent transmis

dans toute leur force, mais se groupant différemment et indépendamment de leur origine paternelle ou maternelle ; parfois aussi les caractères des hybrides sont réellement combinés et offrent un degré intermédiaire entre les degrés présentés par le même caractère sur les parents. Or, le fait d'avoir les feuilles simples ne peut à aucun titre être considéré, ni comme un caractère transmis dans une combinaison nouvelle, ni comme un caractère intermédiaire entre ceux des parents, puisque toutes les espèces de Fraisier connues à cette époque et découvertes depuis ont des feuilles à trois folioles ; la variation brusque observée par Duchesne, est donc bien une mutation au sens de Hugo de Vries, c'est-à-dire l'apparition brusque d'un caractère nouveau pour l'espèce *Fragaria vesca* et même, dans le cas qui nous occupe, pour le genre *Fragaria* tout entier.

Il faut maintenant discuter l'importance de ce caractère dans la classification du groupe des Fraisiers et chercher si on peut le considérer comme différenciant des espèces ou seulement des variétés d'une même espèce. La discussion pourrait être longue et conduirait certainement comme l'a dit Duchesne, à une revision de nombreuses espèces de Linné. Il suffit pour notre démonstration, et il est commode pour le langage, de considérer le Fraisier monophylle comme une simple variété du Fraisier des bois, qui sera désignée par conséquent par les noms latins *Fragaria vesca* var. *monophylla* Duchesne. Cette variété se distingue de l'espèce type surtout par ses feuilles et aussi par ses fleurs et ses fruits. Les pétales, au nombre de 5 dans l'espèce, sont parfois au nombre de 8 et même de 10 dans la variété, et l'on trouve en outre, mélangés aux étamines, des appendices pétaloïdes verdâtres plus ou moins élargis, comparables aux pétales verts du Fraisier de Plymouth. Ces caractères indiquent une tendance accusée à la duplicature

des fleurs ; une sélection convenable, qui n'a pas été faite, des individus offrant cette particularité au plus haut degré aurait sans doute donné des Fraisiers à fleurs doubles. De plus, les fruits, ou plutôt les réceptacles charnus sur lesquels sont insérés les carpelles qui deviennent les graines, sont plus ou moins déformés et anguleux ; il n'est pas rare d'en trouver de fasciés, aplatis en crête au lieu d'être coniques.

La fascie, c'est-à-dire la dilatation des tiges et des rameaux en une lame charnue plus ou moins aplatie (fig. 21, p. 135), est très fréquente chez le Fraisier cultivé. La tige arrondie à la base se termine par un bouquet de fleurs, porté par un faisceau de pédoncules étalés et plus larges même que la tige qui supporte l'ensemble de la grappe. Ce faisceau se dissocie au sommet en un bouquet de fleurs normales et de fleurs fasciées ; les premières donnent des fraises coniques, les secondes des fraises à pointe élargie en crête. Tout le monde connaît aujourd'hui des variétés de Fraisiers qui ne donnent que des fruits fasciés, mais ces variétés, dérivées pour la plupart des Fraisiers américains, étaient inconnues au milieu du XVIIIe siècle.

La feuille unifoliolée du Fraisier de Duchesne peut, elle aussi, être considérée à un certain point de vue comme une fascie. Avant Moquin-Tandon (1841), on expliquait la fascie des tiges par la suture réelle de deux ou de plusieurs rameaux d'une plante et, en adoptant ce point de vue, la fascie de la grappe du Fraisier apparaît comme le résultat de la coalescence de plusieurs pédoncules floraux. Cette conception fut naturellement adoptée par Duchesne qui attribua la forme de la feuille du Fraisier monophylle à la suture en un seul organe des trois folioles qui composent le limbe normal de la feuille du Fraisier. Les folioles les feuilles du Fraisier des bois (fig. 2, *v*) sont relativement étroites, arrondies et dentées à leurs extrémités ; elles se raccordent au pétiole par une portion

de limbe triangulaire dépourvue de denticulations sur les bords internes. La feuille du Fraisier monophylle est au contraire étalée comme la partie large d'une cuillère (fig. 2, *m*) et, si l'on étudie la disposition en éventail des nervures secondaires, on constate qu'elle correspond à celle des nervures d'une feuille de Fraisier des bois ordinaire complète. En somme, le limbe unifoliolé paraît résulter, comme l'a remarqué

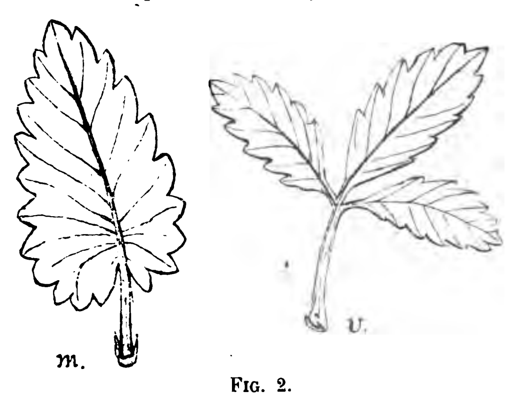


Fig. 2.

Duchesne, de la suture plus ou moins grande des trois folioles du Fraisier ordinaire.

Les sutures, les fascies n'ont jamais la régularité des organes normaux : la coalescence des parties est plus ou moins considérable et c'est pourquoi l'aspect des feuilles du Fraisier monophylle est assez variable ; il arrive parfois que l'excès de coalescence entraîne la déformation du limbe plat en un cornet conique, en une *ascidie*, et on a observé sur ce Fraisier des feuilles ascidiées ou plutôt peltées, analogues à celles de la Capucine. En hiver, ces mêmes feuilles, dont la croissance est ralentie, sont crépues, petites, enroulées sur elles-mêmes, ce qui trahit leur état de malformation.

En décrivant la fascie des tiges comme une suture de rameaux ou de pédoncules floraux et la métamorphose de la feuille composée du Fraisier en une feuille simple comme le résultat de coalescences, j'ai fait quelques réserves, car l'examen de ces anomalies ne m'a pas du tout convaincu qu'il y ait en ces cas suture d'organes libres; il y a plutôt absence de dissociation. Ce n'est pas seulement une question de mots et j'aurai à revenir sur ce point à propos de la naissance par mutation de *Capsella Viguieri*. Une tige fasciée est un axe qui se dissocie en fragments aplatis et disposés en éventail, au lieu de donner régulièrement et en des points définis des rameaux arrondis; de même, la feuille du Fraisier monophylle ne résulte pas de la suture des folioles, mais de la non-fragmentation du limbe durant la croissance; les cellules initiales de l'extrémité de la feuille se divisent en cellules qui restent groupées en un seul massif au lieu de se répartir en trois massifs cellulaires donnant chacun naissance à une foliole.

Ainsi l'anomalie, qui paraît très considérable lorsqu'on compare le Fraisier monophylle aux autres Fraisiers, n'est en réalité pas très grave ; elle est peut-être moins grave au point de vue de l'organisation générale de la plante que la métamorphose partielle des étamines en pétales verdâtres observée dans la même mutation ; c'est sans doute pour cette raison qu'elle fut transmise sans variation à tous les descendants de la plante unique qui l'a présentée en 1763, tandis que la tendance à la duplicature a disparu. A cause même de la régularité de la transmission et de la faible importance du caractère anormal des feuilles au point de vue de la vie de la plante, nous pouvons considérer le caractère nouveau, persistant, comme définissant une variété et non une espèce.

Duchesne a décrit en 1766 des feuilles ascidiées et des fleurs luxuriantes sur les plantes qu'il a observées ;

la variation était toute récente et datait au plus de trois ans; les auteurs qui ont étudié après lui le Fraisier monophylle n'ont plus remarqué que l'anomalie des feuilles. Moquin-Tandon, qui a fait dans sa *Tératologie végétale* un relevé très consciencieux des anomalies décrites avant 1840, ne parle du Fraisier de Duchesne qu'à propos des soudures entre organes semblables, et les quelques pieds de la variété que j'ai pu observer ne présentaient ni ascidies, ni fleurs ayant plus de six pétales. Si l'avortement des étamines constaté par Duchesne s'était accentué, la forme hypothétique à fleurs femelles et à feuilles simples aurait probablement occupé, dans la classification naturelle des Fraisiers, la place d'une bonne espèce. Mais l'anomalie correspondant à l'avortement des organes mâles entraînait le croisement nécessaire ou fréquent de cette nouvelle forme avec d'autres Fraisiers ; ces croisements ont dû faire disparaître la tendance à la duplicature.

La monophyllie, c'est-à-dire la variation brusque par laquelle une espèce à feuilles composées donne naissance à des types à feuilles simples, est une variation assez rare. Le Faux-Acacia (*Robinia Pseud-Acacia*), introduit de la Virginie en Europe par Robin, vers 1750, a donné depuis naissance à plusieurs variétés, dont la forme *monophylla* (appelée encore *unifoliata*); parmi les parties de la feuille composée qui caractérise l'espèce, la foliole terminale subsiste seule ou presque seule dans la variété et atteint des dimensions considérables allant, d'après Carrière, jusqu'à 15 centimètres de long et 8 de large. Les feuilles des deux exemplaires de cette variété que je possède à Bellevue sont unifoliolées durant le printemps et la première partie de l'été, mais les rameaux les plus vigoureux donnent à partir de cette époque quelques feuilles portant une, parfois deux, rarement trois

folioles secondaires ayant toujours des dimensions très faibles, par rapport à celles de la foliole principale. Le Faux-Acacia monophylle se distingue encore de l'espèce par l'absence d'épines à l'extrémité des rameaux, par des grappes de fleurs allongées et lâches; les fruits nouent difficilement, et la couleur vert foncé du feuillage persiste plus longtemps, à l'automne, que dans l'espèce origine.

Le *Robinia Pseud-Acacia* var. *monophylla*, fut obtenu pour la première fois, en 1855, par l'horticulteur Deniau, à Brain-sur-l'Authion (Maine-et-Loire). Introduit au Muséum d'histoire naturelle de Paris, en 1865, il y donna quelques fruits fertiles dont les graines, semées l'année même, reproduisirent le caractère anormal sur un quart des plantules environ; un semis fait en 1871, et renfermant un nombre plus élevé de plantules, montra la transmission du caractère à plus de la moitié des individus; ces résultats ne prouvent pas, comme on l'a souvent dit, qu'il y ait eu retour à l'espèce; ils peuvent être expliqués, comme nous le verrons plus loin, par la seule action du vicinisme. En tout cas, les fleurs de la variété sont rarement bien conformées et présentent, d'après Briot, un début de duplicature qui entraîne la rareté des fruits et des graines.

Le Frêne (*Fraxinus excelsior*) a donné aussi naissance à une variété monophylle (*Fraxinus simplicifolia*, Willd.) dont la plupart des feuilles, à limbe entier et très large, offrent des denticulations profondes sur les bords; les échancrures atteignent dans quelques cas la nervure principale et le limbe paraît divisé en deux, trois et même cinq folioles. Wildenow lui a donné un nom d'espèce particulier, mais Lamarck, ıi signale cette forme dans le *Dictionnaire de l'Encyopédie*, l'a considérée comme une simple variété. On ; sait presque rien sur son origine dont il est ques- ɔn pour la première fois dans le troisième volume du

Catalogue des plantes du Jardin de Kew (Angleterre), publié par Aiton en 1789. Il est probable, d'ailleurs, qu'il en existe plusieurs formes dans les collections; Loudon (1842) a décrit, sous le nom de *Fraxinus heterophylla*, un arbuste très voisin du *F. simpliciflolia*; en insistant sur le caractère des feuilles simples ou offrant 1, 2, 3 folioles; cette variation ne serait pas transmise par le semis, du moins dans la première génération; au contraire, la plante signalée par Wildenow, dans son *Baumgarten*, est très stable et se reproduit régulièrement à l'aide de graines. Nous sommes tentés de croire que nous avons affaire ici à une race bien fixée, alors que la plante décrite par Loudon rentre dans la catégorie des demi-races instables, du type de certains Trèfles à quatre folioles.

De même Koch, dans sa *Dendrologie*, cite un Noyer à feuilles simples (*Juglans regia* var. *monophylla*) dont l'origine n'est pas connue et qui diffère certainement de la forme *J. regia* var. *monoheterophylla*, décrite par Carrière, en 1865, dans la *Revue horticole*.

Parmi les plantes herbacées, la variété de Mélilot, *Melilotus cœrulea* var. *connata*, est complètement stable. M. de Vries l'a constaté par des semis répétés durant plusieurs années, et j'en ai obtenu des graines qui ont fourni exclusivement des individus dont les feuilles étaient peu ou pas divisées; la fréquence des feuilles à deux et même à trois folioles est pourtant assez grande et on peut en observer sur presque tous les individus; les feuilles ataviques sont insérées sur la portion moyenne de la tige et parmi les plus larges de toute la plante, ce qui prouve que le retour aux feuilles divisées est favorisé par une bonne nutrition.

On connaît encore quelques autres cas de variation brusque, ayant donné naissance à des variétés à feuilles simples, mais aucun d'eux n'a été suivi, ni étudié comme le *Fraisier monophylle*. Il faut retenir de cet exemple la certitude de sa dérivation d'une espèce à

feuilles trifoliolées, la rapidité de sa métamorphose qui a exigé au plus deux années, la transmission complète du caractère nouveau observé sur un seul individu, puis transmis à toutes les plantes qui en ont été obtenues, soit par le marcottage, soit par le semis des graines, depuis un siècle et demi.

Les causes immédiates de cette variation brusque sont totalement inconnues. Les conditions favorables ou défavorables de nutrition n'ont pu jouer un rôle important, car elles ont agi sur tous les plants de Fraisiers cultivés dans le jardin de la rue Saint-Honoré dont un seul a présenté l'anomalie. Avant cette observation et depuis, beaucoup de botanistes et d'horticulteurs ont semé des graines de Fraisiers dans des conditions analogues et ils n'ont point signalé de variation semblable. C'est un exemple très net de *sport* au sens donné à ce mot par Darwin, de *mutation*[1] au sens de Hugo de Vries, c'est-à-dire de variation brusque des caractères héréditaires, sans cause apparente.

1. Le mot *mutation* avec ce sens a déjà été employé par Lucas, dans son *Traité de l'hérédité naturelle*, vol. I, p. 124 et 133 (1847).

CHAPITRE II

Les Variétés à feuilles laciniées.

Variétés et variations. — Variations dues au milieu ambiant ; discussion de l'opinion de Lamarck sur les Renoncules aquatiques et leurs métamorphoses ; adaptations doubles. — Variations des feuilles dues à l'âge chez la Ronce, la Campanule, le Lierre. — Variations de bourgeons ; fréquence des arbustes à feuilles laciniées ; instabilité de leurs caractères. — Parallélisme des variations dues au milieu et des mutations : Fougères laciniées. — Histoire de la Chélidoine à feuilles laciniées.

Les variétés de plantes à feuilles laciniées sont parmi les plus répandues, tant dans la nature que dans la culture; ici, elles sont propagées par graines ou par boutures pour l'ornementation des pelouses et des jardins; là, elles sont citées comme des variétés spontanées et locales; le plus souvent, à cause de leur fréquence, l'étude de ces formes a été négligée. Les documents précis que nous possédons sur quelques-unes d'entre elles montrent qu'elles dérivent des espèces à feuilles simples, soit par variation brusque des jeunes plantules dans les semis, soit par variation brusque de quelques bourgeons sur des plantes, des arbrisseaux ou des arbres à feuilles entières.

Il importe dès maintenant de faire une distinction entre les variétés à feuilles laciniées et les variations par lesquelles des plantes à feuilles simples donnent quelques feuilles laciniées. Nous réserverons le nom

de variétés laciniées aux types de plantes qui conservent la découpure des feuilles quelles que soient les conditions de milieu dans lesquelles elles sont placées. Les variations de feuilles simples en feuilles laciniées correspondent à un ensemble de phénomènes complexes qu'on peut décomposer en plusieurs catégories, telles que :

1° Les mutations qui font naître dans la descendance de plantes à feuilles simples des lignées de plantes à feuilles laciniées;

2° Les variations de bourgeon qui correspondent à l'apparition brusque et inattendue de rameaux à feuilles découpées sur des plantes à feuilles simples;

3° La complication graduelle des organes qui, dans le développement d'une plante à feuilles composées, montre toujours une série de termes de passage des organes simples (cotylédons, feuilles primordiales, bractées) aux feuilles adultes étalées et divisées ;

4° La découpure du limbe résultant de l'adaptation au milieu, en particulier de la croissance sous l'eau.

Nous allons examiner rapidement ce dernier cas pour l'écarter de suite de notre étude.

Dans sa *Philosophie zoologique*, Lamarck a cité l'exemple suivant comme un mode possible de la transformation des espèces les unes dans les autres : « Tant que le *Ranunculus aquatilis* est enfoncé dans le sein de l'eau, ses feuilles sont toutes finement découpées et ont leurs divisions capillacées; mais lorsque les tiges de cette plante atteignent la surface de l'eau, les feuilles qui se développent dans l'air sont élargies, arrondies et simplement lobées. Si quelques pieds de la même plante réussissent à pousser dans un sol seulement humide, sans être inondé, leurs tiges, alors, sont courtes et aucune de leurs feuilles n'est partagée en découpures capillacées, ce qui donne lieu au *Ranunculus hederaceus*, que les

botanistes regardent comme une espèce, lorsqu'ils le rencontrent. »

Lamarck a attribué une grande importance à cette métamorphose à laquelle il a fait allusion aussi dans ses *Recherches sur l'organisation des corps vivants* (an X, p. 146). C'est par une erreur très grave, qu'on s'explique mal sous la plume du fondateur du transformisme dont l'autorité en botanique est, à juste titre, aussi grande qu'en zoologie, que cet exemple a pu être invoqué comme une preuve de la transformation des espèces les unes dans les autres. On n'a jamais observé le changement de *R. aquatilis*, ni en *R. divaricatus*, ni en *R. hederaceus*; les caractères différentiels de ces espèces ne portent pas seulement sur les feuilles, mais aussi et surtout sur les fleurs, la forme des carpelles et le mode de croissance.

Ranunculus divaricatus a toujours des feuilles divisées en lanières étroites, disposées en touffes; elle croît d'ordinaire dans l'eau des mares et ses fleurs seules viennent s'épanouir à la surface; cependant si le niveau de l'eau baisse, elle se développe sans difficultés et conserve ses feuilles laciniées, plus ou moins étalées sur la vase. La Renoncule à feuille de Lierre (*R. hederaceus*) porte, au contraire, des feuilles simples, longuement pétiolées, présentant de trois à cinq lobes arrondis qui ne sont jamais découpés, même si la plante est submergée; cette espèce est plutôt terrestre.

La Grenouillette (*R. aquatilis*) seule subit, avec le milieu, des changements d'aspect considérables, qui expliquent en partie l'erreur qu'a faite Lamarck en les interprétant. Cette espèce porte, d'ordinaire, deux sortes de feuilles; les inférieures, submergées, sont découpées en fines lanières, étalées en éventail, mais bien différentes des feuilles du *R. divaricatus;* les feuilles supérieures, réniformes et lobées, flottent à la surface de l'eau et sont portées par des pétioles

plus ou moins allongés; elles ont une assez grande analogie avec celles de *R. hederaceus*. Il peut arriver que, le niveau de l'eau s'élevant, toutes les feuilles soient submergées et elles sont alors toutes laciniées; mais, dans les années de sécheresse, la même plante se développant complètement hors de l'eau ne donnera que des feuilles simples et lobées. Godron a récolté des échantillons de cette espèce dont les tiges présentaient à la base et au sommet des feuilles découpées et, au milieu, des feuilles simples réniformes. M. Costantin a décrit des feuilles dont le côté droit est lacinié, le côté gauche lobé; on les obtient en maintenant artificiellement une jeune feuille en voie de croissance la partie droite dans l'eau, la partie gauche hors de l'eau. On peut ainsi donner naissance à volonté à la série des variations de forme en plaçant des plantes ou même des fragments d'une plante de cette espèce dans des conditions de milieu très différentes.

De Vries (1905) a désigné ces variations expérimentales, dues à l'influence directe du milieu, par le nom d'*adaptations doubles*, et il en a décrit un exemple très bien étudié par le botaniste belge M. J. Massart relatif à la Renouée amphibie (*Polygonum amphibium*).

Il suffit ici de remarquer que la réaction à l'influence du milieu est directe, immédiate et totale; toutes les feuilles de toutes les Renoncules aquatiques qui commencent à se développer dans l'eau sont laciniées; toutes celles qui croissent hors de l'eau sont simples et lobées; c'est une qualité propre à l'espèce de réagir de cette façon, mais aucun bourgeon, aucune graine de cette plante n'a donné jusqu'ici naissance à une lignée à feuilles toujours simples, ni à une lignée à feuilles toujours découpées.

Les variations dans le degré de découpure des feuilles dues à l'âge sont aussi très fréquentes. On

peut en observer des cas sur toutes les plantes à feuilles divisées ou à feuilles composées, telles les Papilionacées, les Ombellifères, les Rosacées. La plupart des rameaux de la Ronce (*Rubus fruticosus*) montrent le passage graduel de feuilles offrant une, deux et trois folioles, au printemps, aux feuilles à quatre, cinq et parfois sept folioles durant l'été, suivies ensuite de feuilles à trois folioles, ou même réduites à un limbe à peine denté au début de l'automne; plus tard encore, lorsque l'extrémité des rameaux se courbe vers la terre pour s'y renfler en tubercule, les appendices des tubercules sont des bractées ou des écailles à limbe unique, presque toujours avorté. La loi de fréquence des lobes est très simple et correspond à la périodicité de l'étalement du limbe; plus la surface de la feuille est considérable, plus les divisions sont nombreuses; l'extrême division correspond à la période de croissance végétative maxima.

Quelques exceptions à cette règle permettent de mieux comprendre la nature des changements de forme des feuilles dues à des variations de bourgeons. Les cas d'hétérophyllie sont assez communs ; ils correspondent d'ordinaire à des appendices de forme différente apparaissant à des périodes différentes de la vie de la plante; les botanistes descripteurs ont soin de signaler la forme des feuilles de rosette, situées à la base des tiges, et la forme des feuilles caulinaires, développées sur les tiges, afin d'éviter toute confusion dans la diagnose de ces espèces.

La Campanule à feuilles rondes (*Campanula rotundifolia*) est un exemple très connu de la différence présentée par les feuilles de rosette, cordiformes, portées par de longs pétioles et les feuilles de la tige, allongées, triangulaires et sessiles. La Mauve musquée (*Malva moschata*) a des feuilles largement lobées jusqu'au moment où se forment les jeunes boutons

floraux; à partir de ce stade de croissance, les feuilles qui apparaissent sont très profondément découpées.

L'inverse a lieu pour le Lierre (*Hedera helix*). Tout le monde connaît les feuilles pentagonales, à pointes allongées et écartées, du Lierre rampant au pied des murs ou sur les troncs d'arbres. Aux tiges appliquées sur les pierres et sur les murailles, garnies de racines adventives qui cherchent l'obscurité, correspondent des feuilles profondément échancrées; mais les troncs de Lierre âgés donnent naissance à des tiges dressées, rondes, dépourvues de racines adventives et terminées par des bouquets de fleurs; ces tiges fertiles portent des feuilles ovales, à pointe unique, qui ressemblent beaucoup aux feuilles du Poirier. M. de Vries a décrit le Lierre arborescent du Jardin botanique d'Amsterdam sous le nom *Hedera helix* var. *arborea* pour traduire le port très spécial de cette forme, dont le tronc, nu sur plus d'un mètre, se termine par une touffe de branches fructifères; il insiste sur la réapparition constante à la base du tronc de branches couchées qui portent les feuilles en étoile du Lierre rampant.

Le dimorphisme du feuillage, normal dans le cas du Lierre, peut apparaître accidentellement sur d'autres espèces; on dit alors qu'il y a production de variétés de feuillage par variation de bourgeons. On en a cité de très nombreux exemples et toute personne qui peut consacrer une heure à la visite d'une pépinière d'arbres et d'arbustes d'ornement, en observera certainement quelques cas. La fréquence de cette anomalie est même si grande qu'un naturaliste suisse, M. Potonié, y a vu une confirmation de ses conclusions sur l'évolution de la forme des feuilles dans les végétaux; ses études paléontologiques l'ont conduit, en effet, à admettre que les feuilles des espèces primitives n'étaient pas simples et à bords arrondis, comme celles de la

plupart des végétaux actuels, mais divisées en fines lanières, comme celles des Fougères. Dans ses recherches sur l'hétérophyllie, M. Krasser a fait connaître quelques espèces d'arbres fossiles, à feuilles découpées, qui sont les ancêtres incontestables de plusieurs arbres actuels à feuilles simples.

La fréquence de l'anomalie nous permet de choisir les exemples parmi les arbres les plus connus. Le Hêtre (*Fagus sylvatica*) (fig. 3, *s*) a donné les variations de feuillage désignées par les suffixes à feuilles de Fougère (*aspleniifolia*), à feuilles dentées (*dentata*), hétérophylles (*heterophylla*) (fig. 3, *h*), incisées (*incisa*), laciniées (*laciniata*), etc. ; ces variations sont, d'ailleurs, plus ou moins irrégulières, et il n'est pas rare de trouver sur le même arbre les différentes formes de feuilles qui, d'après la nomenclature, sembleraient correspondre à plusieurs variétés distinctes. M. Cramer[1] signale un Hêtre à feuilles de Fougère du Jardin botanique de Leide, sur lequel il observa toutes les formes de feuilles, depuis celles dont les bords sont arrondis jusqu'aux feuilles réellement composées, puisque les échancrures du limbe arrivent à la nervure principale. Le Tilleul à feuilles variées (*Tilia variifolia*, Potonié), le Poirier hétérophylle, le Lilas de Chine à feuilles laciniées sont si inconstants, quant aux caractères de leurs feuilles, que plusieurs botanistes ont été conduits à les regarder comme des hybrides en période de variation désordonnée ; mais il y a beaucoup d'exemples de variations

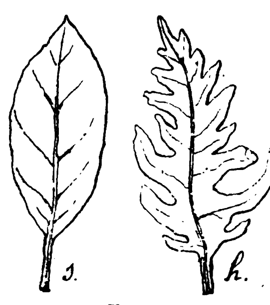


Fig. 3.

1. *Knospenvariation*. Haarlem, 1907, p. 231.

laciniées qui ne peuvent être attribués à des fécondations illégitimes, par exemple la variation du Frêne (*Fraxinus excelsior*), où la même feuille porte à la fois de larges folioles normales et des folioles étroites.

La plupart des variations de bourgeons à feuilles laciniées n'ont pas été étudiées au point de vue de la transmission héréditaire de ce caractère ; la greffe, le bouturage et le marcottage sont les procédés employés pour multiplier ces plantes dans les pépinières ; de plus, comme les semis des horticulteurs sont faits, en général, avec des graines provenant d'arbres qui ne sont pas isolés, leurs résultats sont manifestement faussés par l'influence du vicinisme.

La plupart des épreuves sont encore à faire ; cependant, certains essais ont donné des résultats tout à fait positifs. Le Sureau rameux à fruits rouges (*Sambucus racemosa*), des zones subalpines, a donné naissance dans les pépinières à une variation très jolie que les horticulteurs ont appelée *Sambucus racemosa plumosa* pour traduire les fines découpures des folioles. L'attention a été attirée sur cette plante, pour la première fois, par le Chef des pépinières du Muséum, Carrière, qui, en 1886, put se la procurer par l'intermédiaire de la maison Simon Louis frères, à Metz ; le semis des graines qu'il en fit, en 1890, lui donna un grand nombre de plantules à feuilles laciniées et quelques rares plantules ataviques, à feuilles divisées ordinaires. En 1895, M. Beissner obtint un résultat à peu près analogue, quoiqu'il pût observer, en plus de la forme à feuilles laciniées et de la forme ordinaire à feuilles composées, tous les termes de passage de l'une à l'autre. Vers la même époque, on a signalé aussi l'existence de nouvelles formes désignées, selon les cas, par les noms *S. racemosa* var. *serratifolia*, var. *pteridifolia* ou encore var. *filicifolia*. Korshinsky[1] dit

1. *Heterogenesis und Evolution*. Flora, 1901.

que dans un semis de graines récoltées sur l'une d'elles, Schröder, de Moscou, obtint presque exclusivement des plantes ayant les caractères du type sauvage; dix pour cent seulement offraient des découpures des folioles intermédiaires entre celles de la plante mère et celles de la plante sauvage.

On pourrait encore citer, parmi les arbres dont on possède de nombreuses variations à feuilles découpées, le Chêne (*Quercus pedunculata* var. *Doumeti*), l'Orme (*Ulmus pedunculata urticaefolia*), l'Aulne (*Alnus glutinosa* var. *laciniata* et var. *oxyacanthaefolia*), l'Érable (*Acer platanoïdes* var. *laciniatum*), le Mûrier à papier (*Broussonetia papyrifera* var. *dissecta*), le Noisetier, le Noyer, plusieurs Vignes et des Groseilliers. Les variations de cette nature sont si nombreuses que les horticulteurs ont cru devoir adopter pour les désigner une série de qualificatifs équivalents (*serrata*, *dissecta*, *incisa*, *laciniata*, etc...), afin d'enlever à la lecture de leurs catalogues l'impression désagréable qui résulte de la trop fréquente répétition des mêmes mots.

L'origine de la plupart de ces variations est mal connue; certaines dérivent du changement de croissance de quelques bourgeons sur des branches à feuilles normales; mais, dans ce cas, les horticulteurs qui les ont reconnues et multipliées ne donnent pas de renseignements à leur sujet; d'autres ont été obtenues par des semis de graines récoltées sur des plantes à feuillage normal; c'est le cas des variétés citées plus haut du Chêne, de l'Orme, de l'Érable, du Mûrier à papier. Les documents que l'on possède sur la transmission héréditaire du caractère sont aussi incertains; la plupart des arbres ne portent pas de graines chaque année, et il n'est pas facile de les isoler, car on risquerait, en opérant ainsi, de compromettre pendant longtemps la récolte; de plus, les semis ne donnent toujours qu'un faible pourcentage de plantules par

rapport au nombre de graines semées. Souvent aussi la découpure du feuillage entraîne, comme la monophyllie, des déviations dans le développement des fruits. A.-F. Barron prétend que les grains du Chasselas de Fontainebleau à feuilles laciniées sont plus petits que ceux du Chasselas à feuilles ordinaires, et, d'après Carrière, le Cerisier anglais à feuilles découpées ne fleurit point.

Le groupe des Fougères fournit le plus grand nombre d'exemples de véritables mutations, au sens de Hugo de Vries, relatifs à la découpure des feuilles; mais il y a aussi quelques restrictions à faire à leur sujet. Le Polypode du Chêne (*Polypodium vulgare*), que l'on trouve en touffes vertes au pied des arbres, dans les forêts humides, porte des frondes allongées, à lobes simples; les horticulteurs en possèdent des variétés (*cambricum*, *trichomanoïdes*) dont les lobes sont découpés en très petites lanières correspondant aux ramifications des nervures secondaires et tertiaires. M. K. Goebel les compare, à juste titre, aux feuilles laciniées des plantes aquatiques; pourtant, ces variétés ne se développent pas dans l'eau ; elles croissent dans une atmosphère humide et ne donnent pas de sporanges ; on les multiplie par éclats de la souche; si on les cultive sur des terrasses ensoleillées et sur un sol sec, peu à peu les feuilles cessent de croître, deviennent rabougries et prennent l'aspect de feuilles intermédiaires entre celles de l'espèce et celles de la variété; l'humidité favorise donc le développement du caractère lacinié.

Beaucoup d'autres variétés de Fougères à feuilles laciniées, découpées ou crispées, sont nées, à l'état sauvage, à la suite de circonstances inconnues; ce sont de véritables mutations, stables dans les semis et propagées seulement par le semis. La Langue de cerf (*Scolopendrium vulgare*), à feuilles simples et poin-

tues (fig. 43, p. 287, *S. v.*), présente en Angleterre, d'après Moore, plus de 155 variétés de cette sorte, dont la plupart ont été utilisées en horticulture. En 1862, Kencely Bridgman décrivit les essais qu'il avait faits pour étudier l'hérédité de formes analogues : les spores du *Nephrodium molle* var. *corymbiferum*, du *Polystichum Filis-mas* (Fougère mâle) var. *cristatum*, du *Scolopendrium vulgare* var. *multifidum* et var. *crista-galli* reproduisent l'anomalie presque sans exception; il constata, de plus, que les descendances irrégulières provenaient de spores récoltées sur des feuilles incomplèment modifiées. Il dit, à ce sujet, dans les *Annales des sciences naturelles* (*Botanique*) :

« Sur une fronde choisie parmi les plus contrefaites de la variété multifide de la Scolopendre commune, on a recueilli, pour les semer, des spores prises sur toute son étendue. Les plantes, au nombre de plusieurs centaines, qui naquirent de ce semis présentèrent tous les degrés de variation et de monstruosité, depuis la forme ligulée des frondes la plus simple et la plus normale jusqu'à celle de la plante mère et même au delà, ce qui, pour les amateurs de ce genre de plantes, aurait été considéré comme un progrès. Il est même à noter que les anomalies ne se sont pas produites dans un seul sens, mais dans trois sens différents, donnant lieu par là à trois variétés bien distinctes. »

L'épreuve de la variété *Scolopendium vulgare laceratum* fut encore plus remarquable ; les spores récoltées sur l'extrémité très déformée de la feuille reproduisirent sans exception les caractères de la mère; celles du bas de la feuille non découpé, presque exclusivement ceux des Scolopendres à feuilles normales ; on comptait parmi les dernières à peine dix à douze plantes sur des milliers qui présentaient les anomalies si caractéristiques du premier lot. Ici, l'in-

fluence directe de la situation des spores sur la plante mère se fait sentir dans la transmission du caractère nouveau.

Il nous reste à exposer l'histoire de la naissance de la *Chélidoine à feuilles laciniées* (*Chelidonium majus* var. *laciniatum*). Parmi les mutations les plus anciennement connues, c'est celle sur laquelle on possède les renseignements les plus précis. Elle s'est produite en 1590, dans le jardin de Sprenger, apothicaire de Heidelberg, qui y cultivait depuis longtemps l'espèce commune, la Grande Éclaire ou *Chelidonium majus*, utilisée dans la préparation de quelques drogues.

La Grande Éclaire est une espèce de mauvaises herbes très répandue le long des routes, dans les haies, les taillis et sur les murs ; elle appartient à la famille des Pavots et renferme comme eux un latex abondant, qui s'écoule par la moindre blessure faite à la plante. La couleur jaune de ce liquide a dû contribuer à faire naître la croyance à des propriétés thérapeutiques et, en fait, on utilise la plante depuis la civilisation romaine ; les habitants des campagnes du Nord de la France sont persuadés que ce latex jaune est corrosif et fait tomber les verrues ; d'autres affirment que quelques gouttes du même latex diluées dans une tisane provoquent chez le malade une réaction plus forte que celle qui résulte de l'absorption d'une forte dose d'alcool.

Ces raisons suffisent pour établir que le plant de Grande Éclaire de l'apothicaire Sprenger devait être fréquemment visité. Or, il vit, en 1590, à côté de l'espèce à feuilles larges et à lobes arrondis (fig. 4, à droite), une plante dont les feuilles étaient découpées en lanières étroites, presque linéaires (fig. 4, à gauche) ; ce caractère était visible aussi sur les pétales qui étaient frangés comme ceux de certaines races de Pavots à opium cultivés pour l'ornement des jardins.

Frappé par l'aspect étrange de cette plante et désireux de savoir si elle correspondait à une espèce nouvelle, Sprenger en envoya des échantillons à deux des botanistes les plus renommés de l'époque, dont de



Fig. 4.

l'Écluse, d'Arras, qui s'était acquis une grande célébrité par son ouvrage *Rariores et exoticæ Plantæ*, en deux volumes, écrit en 1576 et renfermant la description et la figure de près de 1.500 espèces. L'autre botaniste, Platter, communiqua la plante, qu'il ne sut classer, à Gaspar Bauhin qui préparait depuis quarante ans la description et la classification des 6.000 espèces dont il avait connaissance ; la forme nouvelle fut décrite par ce dernier en 1596 dans le *Phytopinax*, puis de nouveau en 1620, avec la diagnose *Chelidonium major foliis et floribus incisis*, ou Chélidoine à feuilles et à fleurs découpées (fig. 5, *l*). A cette époque, les plantes n'avaient encore pas de noms d'espèces ; on les désignait par des phrases courtes qui traduisaient les caractères les plus importants des types ; la diagnose donnée par Gaspar Bauhin ne laisse aucun doute ; cette plante correspond bien à la Chélidoine laciniée de nos jardins botaniques.

Bien que la variété ne présentât aucun caractère qui la rendît propre à l'ornementation, et seulement à

cause de l'étrangeté de son origine, elle se répandit rapidement dans toutes les collections particulières de plantes qui étaient les jardins botaniques de l'époque. Très fertile et complètement stable dans les semis, elle put être propagée par l'envoi de graines sur de grandes étendues et sans frais. Jusqu'au milieu du XVIII[e] siècle, on ne la signala nulle part ailleurs que dans les collections particulières et les jardins botaniques; il faut donc admettre qu'elle est née, par mutation des graines, de l'espèce ordinaire du jardin de Sprenger.

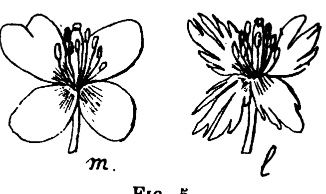


FIG. 5.

Vers 1750, Philip Miller, directeur du Jardin botanique des apothicaires anglais à Chelsea, signala trois formes de Chélidoines dans son *Dictionnaire des Jardiniers* :

Chelidonium majus vulgare (fig. 5, *m*);

Ch. majus foliis quernis flore laciniato (fig. 5, *l*);

Ch. majus foliis et flore minutissime laciniatis.

Il distingue les deux premières comme des espèces, la troisième comme une variété. Les raisons qu'il donne de ces désignations sont que la première vit partout à l'état sauvage; la seconde fut trouvée à l'état sauvage et se reproduisant, à Wimbleton (Surrey), en Angleterre; la troisième forme seule ne se rencontre que dans les jardins botaniques où on la conserve comme une variété. A partir de cette époque, la nomenclature binaire fut adoptée et, dans les ouvrages de Systématique, on trouve les noms d'espèces *Chelidonium majus* et *Chelidonium quercifolium* attribués aux deux premières formes et le nom de variété *Ch. majus* var. *laciniatum* réservé à la Grande Eclaire découverte par Sprenger.

Cette convention est purement arbitraire et des

auteurs récents ont insisté sur la nécessité de subdiviser les formes de la Chélidoine en quatre groupes (α *Ch. majus* type; β f. *crenatum* = *quercifolium*; γ f. *laciniatum*; δ f. *fumariæfolium* DC.), d'après les irrégularités de découpures des lobes des feuilles. E. Roze, qui en a fait une étude approfondie dans ces dernières années, propose de ne conserver que deux espèces ou types avec les noms *Ch. majus* et *Ch. laciniatum*. Il a observé la croissance de nombreuses plantules et les a placées dans des conditions de milieu assez différentes; les deux types conservés par lui se distinguent déjà dans les cuvettes de semis à la forme plus ou moins arrondie des cotylédons; les nombreuses découpures des feuilles et des pétales s'accentuent avec l'âge des plantes, si bien que des pieds qui portent des premières fleurs à pétales à peine crénelés donnent à la fin de l'été des pétales si profondément incisés qu'on pourrait compter sur chaque fleur de 8 à 12 pièces presque libres. La lumière et la bonne fumure modifient l'intensité et la forme des découpures; à l'ombre, les lobes des feuilles sont plus arrondis; sur un sol riche en humus, la variété *laciniatum* devient analogue à la var. *fumariæfolium* créée par de Candolle.

Il est difficile de dire si la mutation qui a donné naissance à la forme laciniée dans le jardin de Sprenger est l'origine de toutes les variétés signalées depuis. Récemment Roze l'a trouvée au pied d'un vieux mur des Essarts-le-Roi (Seine-et-Oise) et moi-même le long d'une haie à Bourg-la-Reine (Seine) et je l'ai acclimatée dans le jardin de l'École normale à Paris où elle se propage spontanément; il est possible que ce soient des descendants des plantes qui ont été cultivées autrefois dans la collection des Pépinières du Roy à Versailles. Aussi nous pourrions, avec Korchinsky, la considérer comme une véritable espèce, si dans ses croisements avec *Ch. majus* elle ne se com-

portait comme une variété régressive. Avant de montrer l'importance de cette notion et pour la clarté de l'exposition du principal sujet de cet ouvrage, il est important de voir comment naissent les nouvelles races d'animaux domestiques.

CHAPITRE III

Origine de plusieurs races d'animaux domestiques.

Rapports de Darwin sur les Moutons ancons et les Mérinos de Mauchamp. — Etude critique de ce dernier exemple : absence des cornes et fréquence de cette anomalie ; hérédité de la laine soyeuse ; causes de la disparition de la race. — Les Moutons loutres et les Chiens bassets ; les Dogues et les Bœufs camards. — Histoire des Bœufs *natas*, d'après Darwin ; naissances par variation brusque de bœufs camards observées récemment en France. — La variation brusque et l'origine des espèces.

Parmi les exemples de production de races animales par variation brusque, les plus célèbres sont ceux que Darwin a décrits comme il suit[1] :

« Dans quelques cas, assez rares d'ailleurs, on a vu apparaître subitement de nouvelles races : ainsi, en 1791, il naquit dans le Massachusetts un agneau mâle avec les jambes courtes et tordues, et le dos allongé comme un basset. C'est avec cet unique animal que fut créée la race semi-monstrueuse des Moutons *loutres* ou *ancons;* ces moutons ne pouvant franchir les clôtures, on pensa qu'il y aurait quelque avantage à les élever; mais ils ont été remplacés par les Mérinos et ont ainsi disparu. Les moutons transmettent leurs caractères avec tant de régularité que le colonel Humphreys dit n'avoir jamais eu connaissance d'un seul cas où un

1. *De la Variation des animaux et des plantes à l'état domestique.* Traduction Barbier, I, p. 109.

bélier ou une brebis ancon n'aient pas produit des agneaux ancons. Croisés avec d'autres races, les produits, au lieu d'être intermédiaires, ressemblent toujours, à de rares exceptions près, à l'un ou l'autre des parents; souvent même, l'un des jumeaux ressemble à un des parents et le second à l'autre. Enfin, on a observé que les ancons, mélangés dans les enclos avec d'autres moutons, se séparent du reste du troupeau pour faire bande à part.

« Le rapport du Jury pour la grande Exposition de 1851 enregistre un cas plus intéressant encore. C'est celui d'un agneau Mérinos mâle, né en 1828 dans la ferme de Mauchamp; cet agneau était remarquable par sa laine longue, droite, lisse et soyeuse. Dès 1833, M. Graux avait élevé assez de béliers pour le service de son troupeau entier; il put, quelques années après, vendre des reproducteurs de la nouvelle race. La laine est si particulière et si estimée, qu'elle se vend 25 pour cent au-dessus des prix des meilleures laines mérinos; les toisons, même des individus demi-sang, sont très estimées et sont connues en France sous le nom de Mérinos de Mauchamp. Il est intéressant de constater, car c'est une nouvelle preuve que d'ordinaire toute déviation marquée de la conformation est accompagnée par d'autres déviations, que le premier bélier et ses descendants étaient de petite taille, avaient la tête grosse, le cou long, le poitrail étroit et les flancs allongés; mais ces défauts ont été corrigés par une sélection attentive et des croisements judicieux. La longue laine douce était aussi en corrélation avec des cornes lisses, corrélation dont nous pouvons comprendre la signification, puisque les poils et les cornes sont des formations homologues.

Si les races ancon et Mauchamp avaient apparu a un ou deux siècles, nous n'aurions aucun renseignement sur leur origine, et la dernière surtout eût,

sans aucun doute, été regardée par plus d''un naturaliste comme la descendance de quelque forme primitive inconnue, ou au moins comme le produit d'un croisement avec cette forme. »

La valeur de ces exemples et les conséquences qu'on peut en tirer sont telles, qu'il me paraît plus utile de les discuter à fond, d'en établir l'authenticité et la signification exacte au point de vue de la production des races, que de rapporter hâtivement les centaines de cas analogues et plus ou moins précis qu'on pourrait relever dans les Bulletins des Sociétés d'acclimatation, des Sociétés d'anthropologie et ailleurs. L'étude critique de l'histoire des Mérinos de Mauchamp nous est d'autant plus facile qu'elle s'est passée en France, il y a moins d'un siècle, et que les documents ont été recueillis par des hommes compétents, tels que A. Yvart, inspecteur général des Bergeries, Graux, propriétaire du troupeau de Mauchamp, A. Sanson, professeur à l'Institut national agronomique [1].

C'est dans la ferme de Mauchamp, près de Berry-au-Bac, dans le département de l'Aisne, alors exploitée par M. Graux, qu'est né en 1828 l'agneau mâle qui a donné naissance à la race ; mal conformé et un peu malingre, il fut remarqué surtout à cause des caractères de sa laine et, lorsqu'il eut atteint l'âge adulte, il se distingua aussi des autres béliers du troupeau par l'absence de cornes. Sanson fait remarquer que l'absence des cornes chez les béliers Mérinos n'est point rare; cette variation brusque s'est produite bien souvent depuis les tentatives faites pour naturaliser en France les troupeaux de Mérinos, surtout en Bourgogne.

On sait que les Moutons Mérinos, originaires d'Es-

1. A. Yvart. *Recueil de médecine vétérinaire*, 1849. — Graux. *Bulletin de la Société d'acclimatation*, t. II. — A. Sanson. Article *Mauchamp* dans le *Dictionnaire d'agriculture* de Barral et Sagnier.

pagne, ont été introduits en France par Colbert sans succès ; les premiers troupeaux indigènes à laine mérinos sont dus aux efforts de Daubenton qui a réussi, par le croisement de Brebis bourguignonnes et de Béliers du Roussillon, à créer la race de Moutons de Montbar, comparable aux plus beaux troupeaux espagnols. Daubenton faisait choisir pour la reproduction les métis dont la laine était la plus fine et la plus longue ; dès le début de ces essais, les béliers métis donnèrent une laine mesurant cinq pouces et les brebis une laine de trois pouces ; après dix années de sélection, on réussit à produire des Mérinos purs à laine longue de 22 pouces (60 centimètres) et très fine[1]. C'est un des nombreux exemples d'acclimatation cités dans les ouvrages classiques ; nous verrons que ce résultat s'explique mieux par la combinaison de caractères mendéliens dans les métis que par une acclimatation directe. Quoi qu'il en soit, la race de Mauchamp dérive certainement de ces lignées croisées sur les indications de Daubenton et dans lesquelles on a souvent constaté ultérieurement la production brusque de béliers dépourvus de cornes. Il n'y a pas lieu d'insister davantage sur les autres particularités plus ou moins monstrueuses signalées sur le bélier d'où dérive la race, car on ne sait rien sur leur hérédité ; ce fut seulement pour sa laine que M. Graux résolut de l'employer comme reproducteur ; il n'a fait d'observations sérieuses que sur la transmission de ce caractère, et, accessoirement, sur l'absence de cornes.

Dès 1829, le bélier à laine soyeuse put féconder un certain nombre de brebis ; deux d'entre elles seulement donnèrent des agneaux à toison semblable à lle de leur père, et, comme ils étaient de sexes diffé-

1. *Instructions pour les bergers et pour les propriétaires de upeaux*. Paris, an X.

rents, ils furent utilisés pour la propagation de la race; en 1831, on en avait cinq petits à laine soyeuse dont une seule femelle; à partir de 1833, le nombre des béliers ayant le caractère nouveau fut suffisant pour qu'on les conservât seuls pour la reproduction du troupeau entier.

Yvart remarque que la laine soyeuse ne manqua jamais de se reproduire dès qu'il fut possible d'accoupler ensemble deux individus qui en étaient pourvus. Mais, lorsque l'accouplement avait lieu entre deux individus, l'un à laine soyeuse, l'autre à laine plissée, c'était, dans la plupart des cas, ce dernier caractère seul qui apparaissait. La sélection fut lente et toujours incomplète, en ce sens qu'on n'a pas cherché à isoler des couples d'individus pendant plusieurs générations pour purifier leurs lignées du mélange résultant du croisement initial; de plus, tous les Moutons à laine soyeuse ne furent pas sélectionnés exclusivement au point de vue de la laine; la force des animaux, leur rapide croissance et d'autres qualités ont influencé souvent le choix des reproducteurs. Il semble même que la sélection n'était pas absolument terminée lorsque l'inspecteur des bergeries Yvart vit le troupeau, car, de temps à autre, on obtenait des retours à la forme à poils plissés. Il nous suffit cependant de savoir que toutes les fois que le bélier anormal, né en 1827, pût être accouplé avec des femelles semblables à lui par la toison, on n'a obtenu que des agneaux à laine soyeuse. On est en droit d'affirmer qu'il était possible d'en fixer la race en quelques années; il semble même que le caractère *laine soyeuse* s'est combiné dans les métissages avec le caractère *laine plissée* pour former un couple au sens de Mendel, et que le premier était dominé par le second.

D'ailleurs, le caractère nouveau n'était pas très important par lui-même. Les brins de la toison des

moutons Mérinos ordinaires forment des mèches serrées, par suite de leurs inflexions en zigzag très rapprochées ; ceux de la toison des Mérinos de Mauchamp, à peine ondulés, tombaient en touffes allongées, lisses et avaient un éclat brillant, comparable à celui de la soie, d'où le nom de Mérinos soyeux qui leur fut donné. D'après Sanson, cette anomalie dans la croissance de la laine avait déjà été observée sur d'autres moutons Mérinos, mais seulement sur des individus malingres et mal conformés que les propriétaires des troupeaux n'avaient pas jugé dignes d'être conservés comme reproducteurs. M. Graux fut le premier à tirer parti de cette variation brusque pour la création d'une race nouvelle ; il a réussi, parce que « cette malformation, dit Sanson, s'est montrée héréditaire, comme beaucoup d'autres malformations congénitales ».

La race des Mérinos de Mauchamp a disparu, ce qui s'explique facilement, puisque le mouton est devenu un animal de boucherie beaucoup plus qu'un producteur de laine. Il en a existé deux troupeaux principaux, celui de Mauchamp et un autre, désigné par les éleveurs sous le nom de *race de Gévrolles*. Nous connaissons l'origine du premier qui disparut vers 1870 parce que la laine particulière qu'il produisait se trouvait sans emploi dans l'industrie. La race de Gévrolles, d'après Sanson, dériverait directement du troupeau de Mauchamp. L'inspecteur des bergeries Yvart en avait envoyé des couples, au compte du Ministère de l'Agriculture, dans les Vosges, à Lahaye-Vaux, puis à Gévrolles, dans la Côte-d'Or et aux Chambois, dans la Haute-Saône. Ceux-ci réussirent assez pour acquérir, pendant quelques dizaines d'années, un certain renom auprès des agriculteurs ; mais les raisons qui firent disparaître le troupeau de Mauchamp entraînèrent une réduction régulière de l'élevage de cette race, dont il n'exista bientôt plus

de représentants que dans le troupeau de la Pommeraie, dépendant de la Bergerie nationale de Rambouillet. Actuellement, on n'en connaît nulle part de vivants; c'est le sort de toutes les races domestiques, même les mieux fixées, qui ne peuvent être conservées à titre de curiosités, comme les races de plantes dans les jardins botaniques; dès que l'attention éveillée par l'apparition de l'anomalie s'est calmée, les races disparaissent si elles ne présentent pas de caractères réellement avantageux au point de vue économique, et, comme la plupart des races à caractères très avantageux ont déjà été reconnues et isolées depuis longtemps, on a de moins en moins de chances de trouver des exemples récents et probants d'apparition de caractères nouveaux et stables chez les animaux domestiques.

Les Moutons *loutres* ou *ancons*, signalés au Massachusetts en 1813, seraient, eux aussi, issus d'un seul bélier né accidentellement en 1791 avec des jambes courtes et torses. Cette anomalie peut être comparée à celle qui caractérise le Chien basset, connu depuis la plus haute antiquité, car on en trouve des figures sur les monuments égyptiens de la quatrième à la douzième dynastie, de l'an 3000 à l'an 2000 avant Jésus-Christ. Un Basset à jambes torses est représenté dans l'Histoire ancienne de l'Égypte, par François Lenormant[1] au milieu des sept espèces de chiens que possédaient, d'après Wilkinson, les Egyptiens. Il est remarquable par la forme allongée du cou, la tête petite, le museau pointu, les oreilles dressées, la queue longue, attributs propres à notre Lévrier actuel. C'est à ce dernier type que se rattachent cinq sur sept des Chiens connus des Égyptiens et, en particulier, celui des monuments les plus anciens qu'on rapproche

1. *Histoire ancienne de l'Orient*, t. II, p. 165.

volontiers de l'Hyène, à cause de son corps allongé, plus grêle à l'arrière, de la tête effilée et pointue et des oreilles dressées; d'après Vernon Harcourt, cette variété existerait encore dans certaines tribus arabes de l'Afrique du Nord.

Il est probable, d'ailleurs, que la variation qui a donné naissance aux Chiens bassets s'est produite à plusieurs reprises, car le colonel Sykes a décrit un Chien pariah indien et Rengger un Jaguar du Paraguay présentant les mêmes caractères. En tout cas, la réduction de la taille due au raccourcissement et à la courbure des jambes se transmet intégralement aux descendants des croisements entre types analogues. Si l'on croise les Moutons ancons ou les Chiens bassets avec des animaux appartenant à d'autres races, on n'obtient pas d'hybrides intermédiaires, mais exclusivement des animaux à jambes longues et des animaux à jambes courtes et torses, cette disjonction se fait indépendamment des autres caractères, si bien que plusieurs combinaisons nouvelles ont pu être obtenues par la sélection des descendants d'un ou de quelques individus monstrueux. Actuellement, les Bassets hyénoïdes sont rares.

L'anomalie des membres est fréquemment associée à la déformation du crâne particulière aux Dogues. Les caractères qui distinguent le Basset du Chien courant de grande taille, et même du Chien d'arrêt, portent avant tout sur la taille et la conformation des membres; il n'est pas possible de distinguer ces animaux par le seul examen du crâne et plusieurs auteurs, dont Sanson, ont fait de ces trois derniers types des variétés d'une même espèce parce qu'ils attribuent au point de vue de la classification une valeur plus rande aux caractères du crâne qu'à ceux fournis par es membres. Cependant, les exemples de modification du crâne sont peut-être plus fréquents que ceux es membres et on en a cité de nombreux cas, non

seulement chez le Chien, mais chez d'autres animaux domestiques.

Si l'on compare le Dogue au Lévrier, on constate des différences considérables dans le volume et les proportions des parties osseuses de la tête; la mâchoire supérieure du Lévrier est plus longue que la mâchoire inférieure; elle la dépasse et la recouvre; l'inverse a lieu chez le Bouledogue, dont les dents supérieures prennent une orientation oblique par suite de la compression qui gêne leur croissance. Frédéric Cuvier, qui a étudié[1] avec soin la distribution des os du crâne dans les races de ces Chiens, a montré que la réduction du squelette de la face est accompagnée du bombement des os latéraux, ce qui donne à la cavité cranienne des dimensions plus considérables. Chez le Dogue, les pariétaux sont plats et, bien que la tête soit d'un tiers plus volumineuse que celle du Chien de berger, le volume du crâne est relativement plus petit. Or, si l'on admet, ce qui paraît exact, que les variétés de Chiens qui sont douées de plus d'intelligence sont celles dont le cerveau présente le plus grand développement relatif, on peut en réalité déduire que ce sont aussi celles dont le museau s'est raccourci; les variétés à museau très allongé comme le Lévrier ou à face très courte comme le Dogue paraissent moins douées que les races à museau moyen, en ce qui concerne la finesse de l'odorat, par exemple.

Quelques Dogues offrent, en plus des caractères particuliers du crâne, une division de la lèvre supérieure en deux lobes par un sillon profond qui parfois sépare même les narines. Cette particularité, jointe au raccourcissement de la face, caractérise la race de Bœufs camards désignés, dans la République Argentine, sous le nom de *natas* et au Mexique de *tchatos*.

1. *Annales du Muséum*, t. XVIII, 1811, p. 133.

Darwin est le premier qui en ait parlé et il faut donner à son témoignage toute sa force en rapportant intégralement ce qu'il en a dit[1].

« Une race monstrueuse, nommée *niatas* ou *natas*, dont j'ai pu observer deux petits troupeaux sur la rive septentrionale du fleuve La Plata est assez curieuse pour mériter une description plus complète. Cette race est aux autres races de bétail ce que les bouledogues ou les roquets sont aux autres chiens, ou, d'après Nathusius, ce que les porcs améliorés sont aux races communes. Rütimeyer rattache cette race au type *primigenius*. Le front est court et large, l'extrémité nasale du crâne, ainsi que le plan entier des molaires supérieures, sont recourbés en dessus. La mâchoire inférieure se prolonge au delà de la mâchoire supérieure, et présente la même courbure qu'elle. Il est intéressant de constater qu'une conformation presque semblable caractérise, à ce que m'apprend le Dr Falconer, le *Sivatherium* de l'Inde, animal gigantesque éteint; rien de semblable n'existe chez aucun autre ruminant. La lèvre supérieure est fortement retirée en arrière, les narines largement ouvertes sont placées très haut, les yeux se projettent en dehors, et les cornes sont grandes. Ces animaux ont le cou court et portent la tête basse en marchant. Comparés aux membres antérieurs, les membres postérieurs paraissent être plus longs que d'ordinaire. Les incisives découvertes, leur tête courte et les narines retroussées donnent à ces animaux un air suffisant et fanfaron des plus comiques.

« Le professeur Owen a décrit ainsi que suit le crâne que j'ai présenté au Collège des Chirurgiens : « Le développement incomplet des os nasaux, des maxillaires supérieurs, et de l'extrémité de la mâchoire inférieure, qui se recourbe en dessus pour se mettre en contact avec les maxillaires supérieurs, rendent

1. *De la Variation*, etc. I, pp. 97-99.

ce crâne très remarquable. Les os nasaux n'ont que le tiers de la longueur ordinaire, mais conservent presque la largeur normale. Le vide triangulaire se trouve entre ces os, les frontaux et les lacrymaux, et ces derniers s'articulant avec les maxillaires, il ne peut ainsi y avoir de contact entre ces os et les nasaux. » Les rapports usuels de certains os se trouvent donc aussi modifiés. Je pourrais signaler encore d'autres différences; ainsi, le plan des condyles est quelque peu modifié, et le bord terminal des maxillaires supérieurs forme une sorte de voûte. En fait, comparé au crâne d'un bœuf ordinaire, presque pas un os ne présente la même forme, et le crâne entier a une apparence tout à fait différente.

« C'est Azara qui, en 1783-96, a publié un premier mémoire malheureusement trop court sur cette race. Don F. Muniz, de Luxan, qui a pris pour moi des renseignements à ce sujet, m'apprend qu'en 1760, on conservait à Buenos-Ayres quelques-uns de ces animaux comme une curiosité. On ignore leur origine exacte, mais elle doit être postérieure à 1552, époque de la première introduction du bétail. D'après les renseignements obtenus par le señor Muniz cette race aurait pris naissance chez les Indiens habitant les rives méridionales de La Plata. Encore aujourd'hui, les bestiaux élevés près de La Plata témoignent d'une nature moins civilisée par plus de sauvagerie, et la vache abandonne parfois son premier veau si on la visite trop souvent. La race est constante; un taureau et une vache niata produisent invariablement un veau niata; elle persiste depuis un siècle au moins. Le croisement d'une vache ordinaire avec un taureau niata, ou l'inverse, donnent des produits offrant des caractères intermédiaires, mais ceux de la race niata sont fortement accusés. D'après le señor Muniz, il est très évidemment prouvé, contrairement à l'opinion ordinaire des agriculteurs en

pareil cas, que la vache niata, croisée avec un taureau commun, transmet ses caractères spéciaux plus fortement que ne le fait le taureau niata croisé avec la vache commune. Quand l'herbe est assez longue, ces animaux mangent comme le bétail ordinaire au moyen de la langue et du palais; mais, pendant les longues périodes de sécheresse, alors que tant d'animaux périssent dans les Pampas, la race niata se trouve dans une position très désavantageuse, et finirait par s'éteindre si on ne venait pas à son aide; en effet, les bestiaux ordinaires, de même que les chevaux, peuvent encore se soutenir en broutant du bout des lèvres les branchilles des arbres et des roseaux; ceci est impossible aux niatas dont les lèvres ne joignent pas, ils sont condamnés à périr avant le bétail ordinaire.

« Ce fait me frappe comme un exemple propre à prouver combien peu nous pouvons juger, d'après les habitudes ordinaires d'un animal, des circonstances accidentelles ou survenant à de longs intervalles dont peuvent dépendre sa rareté ou son extinction. Il nous prouve aussi comment la sélection naturelle aurait déterminé la destruction de la race niata, si cette race s'était produite à l'état de nature. »

Darwin cite cet exemple sur lequel il a fait des observations personnelles au milieu d'autres cas de production de races de Bœufs caractérisées par l'absence de cornes, de poils, ou par le poil renversé, anomalies héréditaires dont le dernier exemple se retrouve chez les Cobayes à poils en rosette. Il ajoute que tous ces faits observés dans l'Amérique méridionale « permettent de conclure que beaucoup de races bovines, outre la descendance d'espèces distinctes, doivent leur origine à la variation ». Il n'est pas douteux que par le mot vague *variation*, il a voulu désigner ici un changement brusque dans les carac-

tères des espèces qui s'est transmis par la génération, c'est-à-dire de véritables mutations.

Les documents fournis par Darwin sur les races natas ne peuvent être mis en doute. A. de Quatrefages a présenté à la Société d'anthropologie de Paris, la photographie d'un crâne conservé au Musée des chirurgiens de Londres, photographie qui lui fut communiquée par Darwin lui-même. Plus tard, à une exposition de Buenos-Ayres, on exhiba un bœuf nata, à titre de curiosité, il est vrai.

Sanson essaya d'enlever toute valeur à cet exemple défavorable à sa théorie de l'importance de la forme du crâne, comme caractéristique spécifique des Bovidés et des animaux supérieurs; il ne put y réussir, car il conclut [1] : « Il convient donc de laisser de côté le cas des bœufs natas, dont l'existence n'est en aucune façon opposée au principe de la permanence des formes craniennes. » Il fournit d'ailleurs lui-même des arguments positifs : « Le professeur Besnard, de la Quinta normal de Santiago du Chili, avait envoyé, il y a quelques années, un couple d'individus au Jardin d'acclimatation du bois de Boulogne, qui présentaient la même malformation de la tête, mais à un degré très peu accusé. Ces individus se nourrissaient aisément à l'étable, ce qui leur a permis d'atteindre l'âge de la reproduction. Ils ont fait un veau qui est mort quelques jours après sa naissance. Le cadavre de ce veau a été présenté par Dareste à la Société d'anthropologie, et l'autopsie en a été faite, en ma présence, à son laboratoire. En apparence du moins, ses formes craniennes étaient semblables à celles de ses parents. » Sanson a reçu aussi des photographies de Mexico, représentant sous divers aspects une vache camarde au même degré que

1. A. Sanson. *L'espèce et la race en Biologie générale*. Paris, 1900, p. 102.

celui des individus chiliens, mais dépourvue de cornes. L'existence de cette race est donc établie.

Les races de Bœufs camards ne paraissent pas favorisées dans la lutte pour l'existence, la déformation des lèvres les empêchent de brouter l'herbe rase, et on peut s'étonner de leur persistance dans les troupeaux peu soignés; on ignore les raisons qui, à un moment donné, ont pu en faire élever dans la République Argentine, mais on comprend pourquoi elles se sont éteintes plus ou moins rapidement. Si l'origine des Bœufs natas est inconnue, on peut, par analogie avec les Moutons de Mauchamp, l'attribuer à une variation brusque dans la forme du crâne, d'autant plus qu'on possède des exemples précis de sports analogues observés récemment.

Dareste[1] a eu l'occasion, alors qu'il était professeur à la Faculté des Sciences de Lille, de disséquer un veau offrant les mêmes caractères de déformation du crâne et de la face. A plusieurs reprises, il a cité ce cas en faveur de son opinion relative à la formation des races domestiques par la descendance d'individus tératologiques. Le veau camard était né en 1866 d'un taureau et d'une vache flamands dans les environs de La Bassée (Nord) et lui avait été communiqué par M. Lesage, vétérinaire dans cette ville; les parents, connus, n'avaient aucune trace de ces caractères.

Il y a aussi dans les collections de l'École vétérinaire d'Alfort un squelette de veau normand à tête de bouledogue, disséqué par M. le professeur Barrier, actuellement directeur de cette école; en plus des malformations de la tête, on observe sur lui un fort raccourcissement des jambes antérieures, concordant, chose étrange, avec les caractères de la race des Bœufs natas qu'on dit « trapue, à jambes relativement courtes, surtout par devant. » La variation serait

1. *C. R. Académie des Sciences de Paris*, **104**, 1887, p. 1742.

très fréquente en Normandie, puisque en une seule année M. Favereau, médecin-vétérinaire à Neufchâtel-en-Bray, en a observé dix-sept cas. La plupart des veaux de cette sorte sont d'ailleurs envoyés immédiatement à la boucherie et ne sont pas signalés.

Il résulte de cet ensemble de preuves que des changements brusques, qu'on ne peut attribuer à des croisements antérieurs, puisque leurs traits n'ont pas été observés sur leurs ancêtres, donnent naissance à des caractères absolument nouveaux pour les races et même pour les espèces qu'elles affectent. Tous les auteurs qui les ont décrits sont d'accord pour regarder ces variations brusques comme l'origine de variétés; en établissant qu'une variété n'est qu'une espèce commençante, Darwin a fourni la démonstration de l'origine des espèces par variation brusque.

C'est à dessein que j'ai réuni dans ce chapitre quelques-uns des arguments fournis par Darwin en faveur de la production actuelle de formes nouvelles; nous voyons nettement qu'il a pris ses exemples de la variation des espèces à la fois parmi les changements brusques et parmi les changements lents et gradués. Avec quelques auteurs modernes, M. Francis Darwin a déclaré que son père n'avait jamais attribué une bien grande valeur à ces arguments et que la théorie de la mutation de Hugo de Vries ne pouvait être regardée comme le développement du darwinisme. Il ne s'agit point d'analyser la pensée de l'auteur de l'*Origine des espèces*, mais de discuter la valeur des exemples qu'il a fournis en faveur de sa théorie; les arguments les plus nets et les plus précis sont tirés le plus souvent des variations brusques, les seules dont on ait constaté l'hérédité.

4

CHAPITRE IV

Le vicinisme et les retours ataviques.

Influence du climat ou fécondation croisée ; le Maïs de Metzger. Xénie et double fécondation. — Vicinisme ; ses inconvénients pour l'étude des variations brusques. — Retours ataviques dus à des mutilations. — Retours ataviques dus à des hybridations. — Conceptions des naturalistes du XIXe siècle sur le processus de l'épuration des races.

On ne saurait trop admirer la prudence de Darwin dans l'interprétation des preuves qu'il réunit en faveur du transformisme; on ne peut lui reprocher quelques erreurs, d'ailleurs rares, qui n'ont été mises en évidence qu'après des recherches de près d'un demi-siècle et on doit louer le soin qu'il a pris de donner tous les arguments en faveur des diverses hypothèses, ce qui permet actuellement de faire une critique sérieuse de l'ensemble considérable de faits qu'il a condensés et discutés dans ses ouvrages.

Il ne s'agit plus maintenant de faire admettre le principe de la descendance, mais de chercher les moyens par lesquels une espèce peut donner naissance à d'autres espèces et d'en déduire des procédés expérimentaux de production artificielle de formes nouvelles. Darwin a souvent attribué au climat et au sol, en un mot à l'action directe du milieu ambiant, une puissance modificatrice qu'ils ne paraissent point posséder. L'un des exemples les plus célèbres est celui du Maïs de Metzger, qu'il rapporte ainsi[1] :

1. *Variation des animaux et des plantes*. I, p. 353.

« Les effets du climat européen sur les variétés américaines sont très remarquables. Metzger a semé et cultivé en Allemagne des graines de Maïs provenant de plusieurs parties de l'Amérique et voici, entre autres, quels ont été les changements observés chez une variété de haute taille, originaire des parties les plus chaudes du Nouveau Monde (*Zea altissima*, Breitkorniger Mays). Pendant la première année, les plantes atteignirent douze pieds de hauteur, mais ne donnèrent qu'un petit nombre de graines mûres; les grains inférieurs de l'épi conservèrent leur forme propre (fig. 6, *a*), mais les grains supérieurs présentèrent quelques changements. Pendant la seconde génération, les plantes produisirent plus de graines mûres, mais ne dépassèrent pas une hauteur de huit à neuf pieds; la dépression de la partie extérieure des grains avait disparu et leur couleur primitivement d'un blanc pur s'était un peu ternie. Quelques grains étaient même devenus jaunes et approchaient de la forme de ceux du Maïs européen (fig. 6, *p*) par leur rondeur. Pendant la troisième génération, ils ne ressemblaient presque plus du tout à la forme originelle et très distincte du Maïs d'Amérique. Enfin, à la sixième génération, ce Maïs ressemblait complètement à une variété européenne que l'auteur décrit comme la seconde sous-variété de la cinquième race. Cette variété était encore, lorsque Metzger publia son livre, cultivée près de Heidelberg, où elle se distinguait de la forme commune par une croissance plus vigoureuse. Des résultats analogues ont été obtenus par la culture d'une autre variété américaine, celle « à dents blanches », chez laquelle la dent, c'est-à-

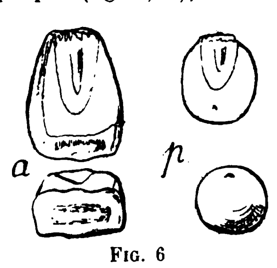


FIG. 6

dire l'enfoncement terminal du grain, disparut dès la seconde génération. »

« Une troisième race, dite « Maïs de poulet », ne se modifia que peu et seulement par l'apparence de son grain qui devint moins lisse et moins transparent. D'autre part, Fritz Müller m'apprend qu'une variété naine à petites graines rondes (papagaien-maïs), introduite d'Allemagne dans le sud du Brésil, produit des plants aussi élevés et des graines aussi plates que les variétés qu'on cultive ordinairement dans ce dernier pays. »

Darwin ajoute : « Les faits que nous venons de signaler constituent l'exemple le plus remarquable que je connaisse des effets prompts et directs du climat sur une plante. On pouvait bien s'attendre à ce que la taille de la plante, la durée de sa végétation et l'époque de la maturation de la graine seraient modifiés de cette façon, mais les changements rapides et considérables qui se sont produits dans la graine sont surprenants. »

Darwin a eu raison de s'étonner de ces changements, car ils ne sont pas dus à l'action du climat; il s'agit ici, comme M. de Vries l'a montré[1], de la substitution d'une variété à une autre par la fécondation croisée. Le Maïs américain à gros grains blancs et plats (var. *Tuscarora*) (fig. 6, *a*) mûrit mal en Europe, surtout dans le centre de l'Allemagne, et les déformations observées dès la première génération sur les épis de la variété acclimatée prouvent qu'ils furent hybridés aussitôt après leur introduction dans ce pays.

Le Maïs est une plante monoïque portant une grappe de fleurs mâles (fig. 44, p. 293, *m*), à l'extrémité de sa tige et un ou quelques épis de fleurs femelles (fig. 46, *f*) à l'aisselle des feuilles moyennes; la grappe mâle laisse tomber son pollen avant le

1. H. de Vries. *Espèces et Variétés*, p. 129.

complet épanouissement des stigmates enfermés dans les bractées d'enveloppe des épis femelles, si bien que l'autofécondation est rare ; les épis latéraux des pieds les plus précoces reçoivent le pollen des pieds plus tardifs et sont fécondés par eux; le pollen, très léger, peut d'ailleurs être transporté à de grandes distances par le vent.

De plus, les effets favorables de la fécondation croisée sur la croissance du Maïs sont si accusés que beaucoup d'auteurs prétendent qu'on ne peut en obtenir de race pure; l'autofécondation répétée pendant trois ou quatre ans détermine certainement un appauvrissement des qualités de la race, et les sélectionneurs américains recommandent d'intercaler des rangées de plusieurs lignées différentes de Maïs pour améliorer les variétés de cette plante qu'ils ont amenée dans ces vingt dernières années à un haut degré de perfection. Dans mes expériences sur cette espèce, j'ai été conduit à isoler les lignées suivies pour la production de nouvelles variétés, en les cultivant dans des jardins entourés de haies et de hautes murailles, distants de plus de cinq cents mètres d'autres champs de la même céréale.

L'hypothèse d'un croisement possible entre le Maïs américain et la variété de Maïs cultivée dans le duché de Bade étant admise, tous les résultats observés par Metzger s'expliquent sans difficultés. « Dès la première année, dit Darwin, les grains supérieurs des épis présentèrent quelques changements »; les changements observés sur les grains s'expliquent par la Xénie, un des phénomènes les plus rares offerts par le règne végétal et que le Maïs justement présente.

M. Nawaschine et M. Guignard ont établi récemment, par des recherches cytologiques remarquables, l'existence de la double fécondation chez les végétaux phanérogames; la graine, composée d'un embryon, d'un albumen digéré ou non et des enveloppes, est

formée de parties exclusivement maternelles, les enveloppes, et de parties mixtes provenant de la fusion des éléments sexuels de la mère et du père. M. Guignard a montré que la grande majorité des graines de plantes à fleurs provenaient du développement inégal de deux cellules-œufs[1] (fig. 7), ayant à l'origine la même constitution ; la double fécondation donne naissance à deux cellules mixtes destinées à former, par leurs divisions successives, l'une l'embryon, l'autre l'albumen nourricier de l'embryon ; l'albumen est donc un frère jumeau de l'embryon, plus précoce et destiné à être dévoré par lui. Si les cellules sexuelles don il dérive proviennent de plantes d'espèces ou de races différentes, en un mot, si l'embryon est hybride, l'albumen doit aussi avoir une constitution hybride.

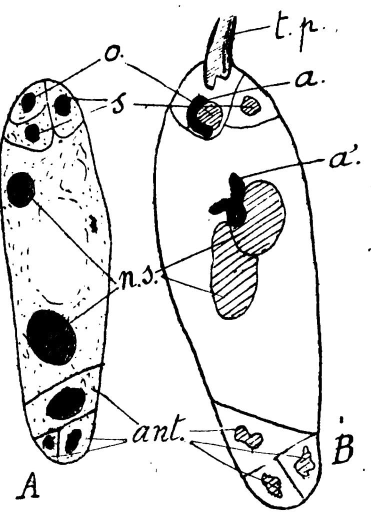


Fig. 7

En général, on ne reconnaît la nature hybride d'une plante que lorsqu'elle est adulte, soit au changement de coloris des fleurs, soit à certaines variations dans

1. La figure 7 représente le sac embryonnaire avant A et pendant B la double fécondation ; le tube pollinique *t.p.* donne deux anthérozoïdes dont l'un *a* féconde l'oosphère *o* qui devient l'embryon et l'autre *a'* s'unit aux noyaux secondaires *n.s.* pour fournir l'œuf producteur de l'albumen ; les cellules synergides *s* et antipodes *ant.* ne jouent aucun rôle précis.

le port ou dans la forme des feuilles, soit à la fertilité, ou encore aux caractères des descendants. Les caractères des embryons sont peu commodes à observer ; l'albumen, qui est un embryon à évolution rapide et spécialisée, fournit, au contraire, des renseignements immédiats, visibles quelques mois après la fécondation hybride, lorsque, comme c'est le cas dans le Maïs de Metzger, il doit changer de forme et de couleur après l'hybridation.

La coloration jaune de l'albumen domine la coloration blanche en première génération; tous les grains du Maïs américain à grains blancs ridés, fécondés par le Maïs allemand à grains jaunes amylacés, devaient prendre, dès la maturité, les caractères du Maïs allemand à grains arrondis et jaunes. Metzger signale un changement de forme sans insister sur la coloration ; on sait en effet que celle-ci est très faible lorsque la maturité est tardive, même pour le Maïs allemand pur ; le changement de couleur fut très net dès la seconde génération alors même que la précocité était plus accusée.

Dans l'hybridation accidentelle que nous supposons avoir eu lieu entre les Maïs européen et américain, la dominance de la haute taille et de la tardivité fut moins nette que celle de la forme et de la nature de l'albumen. Pour les premiers caractères, on obtient par le croisement entre races de Maïs ou d'autres végétaux, des séries de formes intermédiaires plus ou moins régulières. Le climat agit sur la taille en hâtant ou en retardant la période de dessiccation qui précède la maturité et c'est la raison pour laquelle Metzger et Darwin ont pu croire à l'influence combinée du climat et de la sélection dont les effets auraient été gradués.

La sélection naturelle seule, entraînant la disparition des plantes tardives et ne conservant que les plantes précoces dont les graines mûrissent en Alle-

magne, suffit à expliquer les résultats obtenus ; si l'on admet que les grains précoces, ayant, par conséquent, fait retour au type européen, réussissent seuls à mûrir chaque année, après deux ou trois générations, il ne doit plus rester de traces des caractères du Maïs américain dans la descendance hybride. Dans le premier exemple cité par Darwin, cette disparition fut constatée seulement au bout de six années, parce que la sélection n'a pas été aussi stricte qu'on aurait pu la réaliser ; mais ce fut le cas de l'acclimatation de la variété américaine « à dents blanches » chez laquelle la dent disparut dès la seconde génération. La race dite « Maïs à poulet », à grains beaucoup plus petits, se modifia relativement peu, parce qu'elle réussit à mûrir complètement ses graines dès son introduction en Europe.

Quant à la disparition de la variété de Maïs nain, à petites graines rondes, introduite d'Allemagne dans le sud du Brésil, elle s'explique par la seule action des mauvais effets de l'autofécondation dans cette céréale. Les cultures de Maïs nain allemand, qui furent faites dans le voisinage d'autres champs de Maïs américain, donnèrent, après la fécondation croisée, des épis mieux fournis et choisis pour la semence ; il a suffi d'une très courte sélection inconsciente des épis les plus beaux et des graines les plus lourdes pour revenir au type du Brésil.

En discutant par le détail les circonstances qui expliquent la transformation rapide du Maïs d'Amérique en Maïs d'Europe et réciproquement, j'ai voulu surtout mettre en évidence une des circonstances qui rendent difficiles les observations et les expériences relatives à la transformation brusque des espèces. M. de Vries lui a donné le nom de *vicinisme* pour indiquer qu'aux changements brusques qui donnent naissance à des variétés nouvelles, s'ajoutent ou se superposent pres-

que toujours des changements dus à la présence dans le voisinage de variétés anciennes.

En particulier, le vicinisme modifie le caractère de toutes les mutations concernant les animaux, où il faut deux individus de sexes différents pour propager la forme. Dans le cas bien étudié des moutons Mérinos de Mauchamp, le bélier à laine soyeuse, né en 1828, ne pouvait se reproduire seul ; il fut croisé avec des brebis à laine ondulée et il fallut plusieurs années pour obtenir des couples d'animaux offrant le caractère nouveau. Yvart insiste sur le fait que la race fut fixée dès qu'on put se procurer des couples de ces animaux, puisque les agneaux issus de parents à laine soyeuse eurent toujours une laine soyeuse. C'est donc le vicinisme qui a nécessité la sélection de 1828 à 1833, époque à laquelle il y eut assez de béliers à laine soyeuse pour tout le troupeau; en réalité, le changement a été brusque, héréditaire dès 1828, et c'est de cette époque que date la race.

C'est au vicinisme aussi qu'on peut attribuer les irrégularités de la transmission héréditaire des feuilles laciniées ou des feuilles simples de la plupart des arbres et arbustes dont il a été question dans les chapitres précédents. On ne peut en donner qu'une démonstration approchée, parce que ces arbres ont, pour la plupart, des fleurs hermaphrodites qui peuvent être fécondées par leur propre pollen ou par le pollen des arbres voisins normaux, dans des proportions qu'il n'est pas possible d'évaluer.

La transmission complète et sans retour de la monophyllie du Fraisier de Duchesne s'explique aisément, en partie, parce que les fruits de ce Fraisier ayant été récoltés de bonne heure, il n'y a eu qu'un nombre de chances très faible pour qu'ils aient pu être fécondés par le pollen des variétés voisines mal venues, et surtout, parce que Duchesne, désireux d'augmenter le nombre des plantes monophylles,

avait fragmenté l'individu unique, observé en 1763, en un grand nombre de marcottes. Il obtint ainsi, dès la première année, une petite colonie de plantes ayant le même caractère, d'ailleurs hermaphrodites, d'où résulta la fixation immédiate des *Fragaria monophylla* fécondés entre eux.

Quelques auteurs ont aussi attribué à des hybridations avec l'espèce type, c'est-à-dire au vicinisme, l'origine des formes *quercifolium* et *fumariæfolium*, proches parentes du *Chelidonium majus laciniatum*, découvert par Sprenger en 1590 ; il est peu probable que cette hypothèse soit exacte, du moins si l'on s'en rapporte aux expériences de Hugo de Vries exposées dans le chapitre suivant. Il faut plutôt rapprocher ces cas de variation intermédiaire de ceux que présentent la plupart des variétés d'arbres et d'arbustes à feuilles laciniées ou monophylles qui donnent souvent naissance à quelques branches présentant les caractères de l'espèce, variations qu'on a coutume de désigner sous le nom de *retours ataviques*.

A. Giard a décrit, en 1886, un bel exemple de ce phénomène dont les causes profondes sont d'ailleurs mal connues. D'après de nombreux documents horticoles, il faut admettre la parenté étroite de deux Conifères orientaux du groupe des Cyprès, le *Biota orientalis* et le *Retinospora dubia* ; le premier, plus répandu, serait une forme fasciée et plus ou moins stable du second, considéré comme l'espèce souche. Or, Giard a constaté, en 1878, la métamorphose subite, en un *Retinospora* (fig. 8, R), d'un *Biota orientalis* (fig. 8, B) d'une vingtaine d'années dont toutes les feuilles furent mangées par des insectes. « Bientôt, dit-il[1], de nouvelles pousses se produisirent, mais, à mon grand étonnement, l'aspect de l'arbre était complètement changé. Au lieu de ramilles aplaties, cou-

1. *Bulletin Scientifique du département du Nord*, t. 17, p. 131.

vertes de feuilles squamiformes, imbriquées, l'arbre présentait des rameaux cylindriques garnis de feuilles en aiguille rappelant le facies du Genévrier. En un mot, le *Biota* était devenu un *Retinospora.* »

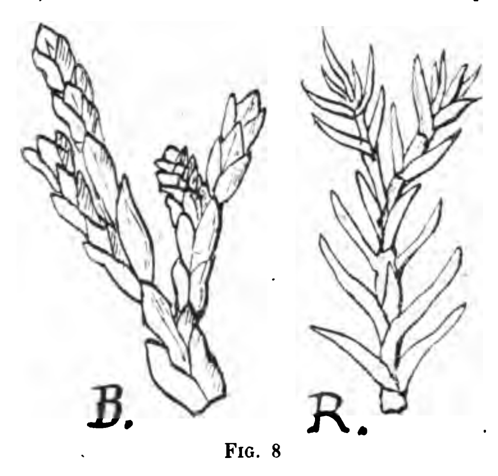


Fig. 8

Les retours ataviques sont favorisés par des mutilations. La variété Ciotat à feuilles découpées, du Chasselas de Fontainebleau, offre fréquemment des pampres à feuilles simples, qui paraissent dus à des tailles répétées. Braun et Wigand ont décrit des branches faisant retour à la feuille ordinaire du Hêtre, observées régulièrement pendant plus de dix années sur une variété du Hêtre à feuilles de Fougères ; le retour était si complet qu'on ne pouvait même plus y reconnaître aucune trace des franges denticulées, si prononcées sur les autres rameaux du même arbre. On a décrit des cas analogues sur les Tilleuls et les Erables. D'après Braun, les Aulnes, les Bouleaux et les Noisetiers laciniés, que l'on multiplie par greffe, sont beaucoup plus constants que le Hêtre et les Érables, multipliés par le semis.

Les retours ataviques sont cependant parfois dus à des disjonctions partielles et végétatives d'hybrides. Le célèbre hybrideur français, Charles Naudin (1863) en a cité un exemple très remarquable tant par la netteté de ses traits que par la haute signification qu'il lui a donnée dans la solution de quelques problèmes encore obscurs sur l'origine des nouvelles espèces.

En fécondant trois fleurs castrées du *Datura lævis*, Solanée à fleurs blanches portant des capsules arrondies et lisses (fig. 9, à droite), avec le pollen du



Fig. 9.

D. Stramonium, autre espèce plus vigoureuse, à capsules couvertes d'épines (fig. 9, à gauche), Naudin obtint trois fruits remplis de graines aussi bien conformées que s'ils avaient succédé à une fécondation légitime. Les graines semées donnèrent des plantes très fortes et ne se distinguant pas, au premier abord, du *D. Stramonium* père ; mais leur nature hybride fut reconnue à la chute des premières fleurs et à leur vigueur excessive ; ce n'est que tardivement et aux sommités des plantes que ces hybrides donnèrent des fruits[1].

1. On remarquera de légères épines sur le fruit central de la figure 9, fruit de *Datura lævis*, obtenu récemment par moi en répétant l'expérience de Naudin.

Ces fruits, épineux, furent toujours un peu moins gros que ceux du père, avec des épines moins longues et moins fortes; de plus, trois des plantes hybrides portèrent beaucoup de fruits, très épineux sur une partie de leur surface et totalement lisses sur le reste, réunissant ainsi, en une sorte de mosaïque, les traits les plus différentiels des deux espèces associées. « Quelquefois le fruit se partage par moitié entre le *D. Stramonium* et le *D. lævis*; plus souvent il n'y a qu'un quart ou une fraction plus faible du fruit qui appartienne à ce dernier. »

Cette forme d'hybridité, que Naudin a appelée *hybridité disjointe*, est assez rare; il y a rattaché encore un hybride obtenu par lui de *Mirabilis longiflora* et de *M. Jalapa* (Belle de nuit) dont certaines branches portent les fleurs blanches de la première espèce, certaines branches les fleurs rouges de la seconde, tandis que la plupart des fleurs présentent des stries rouges plus ou moins larges sur un fond blanc. L'hybride est ici une mosaïque vivante dont l'œil ne discerne pas les éléments discordants tant qu'ils restent entremêlés, « mais, ajoute Naudin, si par suite de leurs affinités, les éléments de même espèce se rapprochent, s'agglomèrent en masses un peu considérables, il pourra en résulter des parties discernables à l'œil, quelquefois des organes entiers ainsi que nous le voyons dans le *Cytisus Adami*, les Orangers et les Citronniers hybrides du groupe des bizarries, etc. » Dans les *Datura* et les *Mirabilis* hybrides, la rapidité de la disjonction a montré de suite l'origine des variations; mais cette séparation des types aurait pu se faire beaucoup plus tard et un doute subsisterait sur leur origine ; c'est le cas du *Cytisus Adami* et des Orangers-bizarries que beaucoup de savants attribuent actuellement à la greffe.

Isidore Geoffroy Saint-Hilaire a cité un exemple d'atavisme un peu différent, concernant les animaux.

La race de Vers à soie à cocons blancs dérive sans nul doute de l'espèce du Ver à soie à cocons jaunes; à l'époque de son introduction en France, en 1784, elle donnait, sur dix cocons, un jaune et neuf blancs; on ignore la durée et l'importance de la sélection qui a fourni ce résultat. Les observations recueillies par Camille Beauvais, qui a dirigé dans la première partie du XIXe siècle la Magnanerie expérimentale de Sénart, ont permis de savoir qu'en 1849, après une sélection active et continue de soixante-cinq générations, on n'avait pu réussir à éliminer totalement les atavistes. Pourtant on avait eu soin chaque année de supprimer tous les cocons jaunes pour élever exclusivement, en vue de la reproduction, les vers sortis des cocons blancs; la proportion des jaunes fut seulement réduite de 10 p. 100 à 3,5 p. 100. On sait aujourd'hui qu'en appliquant les règles de Mendel on doit aboutir très rapidement à la fixation, c'est-à-dire à l'épuration de ces lignées instables résultant du croisement de deux variétés voisines; la sélection doit avoir, comme point de départ, des individus dont on étudie la descendance et non des groupes complexes d'individus.

Il n'est pas inutile de faire remarquer que les règles de Mendel sont connues seulement depuis dix ans, quoique leur découverte remonte à près d'un demi-siècle. Jusqu'en 1900, les essais de fixation et de sélection des lignées ont été guidés par des considérations théoriques qui en rendaient les résultats douteux, ou qui, du moins, ralentissaient sensiblement la purification des races nouvelles. C'est pourquoi on a pu attribuer si longtemps à la sélection un rôle créateur de caractères qu'elle ne possède à aucun titre. La sélection naturelle ou artificielle agit comme un crible qui sépare ce qui doit vivre de ce qui doit mourir et ses résultats dépendent au plus haut point de l'habileté avec laquelle on utilise ce crible.

Le raisonnement adopté par les sélectionneurs du siècle dernier, juste en apparence, reposait sur la proportion des sangs des deux parents; l'union d'un individu anormal tel que le Mouton de Mauchamp avec un individu de la souche mère donnait, disait-on, des produits de 1/2 sang (sous-entendu pur); l'union de ce 1/2 sang avec le même individu anormal, des individus de 3/4 de sang; l'union du 3/4 de sang avec l'individu anormal souche, des descendants ayant 7/8 de sang et la dérivation successive s'établissait par l'application de la règle numérique suivante :

Génération.	Nom.		
I. . .	Individu pur	1	
II. . .	Demi-sang	1/2	$= 1 - 1/2$
III. . .	3/4 de sang	3/4	$= 1 - 1/2^2$
IV. . .	7/8 de sang	7/8	$= 1 - 1/2^3$
V. . .	15/16 de sang	15/16	$= 1 - 1/2^4$
. . . .			. . . .
n.			$= 1 - 1/2^{n-1}$

Ainsi les unions d'un seul individu, unisexué et anormal avec un autre individu de l'espèce initiale ne pouvaient aboutir à la production d'une race absolument pure et sans retour possible.

Malgré ce raisonnement, irréfutable en apparence, on admit cependant des possibilités de fixation plus ou moins rapide selon les espèces. Les premiers croisements ramenaient évidemment la forme anormale au type de l'espèce ancienne, mais les derniers contribuaient à l'épuration de la race nouvelle. « Rien n'est plus variable, dit Isidore Geoffroy Saint-Hilaire, que le nombre des générations après lesquelles l'influence de l'atavisme cesse d'être sensible; ce nombre, souvent très petit, est quelquefois aussi considérable. » Il citait comme exemple celui de la fixation de la race de Vers à soie à cocons blancs où réapparaissaient constamment des cocons jaunes. Les règles établies par Mendel et vérifiées dans de nombreux cas

montrent qu'on peut faire cette épuration des types très rapidement, en quelques années; au lieu de sélectionner les descendants en bloc, il faut isoler les descendants de quelques couples convenablement choisis.

La sélection ne joue donc aucun rôle, ni dans la production, ni dans l'atténuation, ni dans l'augmentation des caractères nouveaux qui apparaissent subitement et se trouvent immédiatement transmis dans toute leur force. Les hybridations qui accompagnent presque toujours l'apparition des nouveaux types modifient sensiblement le phénomène de la variation brusque ; dans la descendance hybride, il y a un mélange sur lequel la sélection peut agir; mais le rôle de la sélection est secondaire en ce qui concerne l'*origine* des formes nouvelles.

CHAPITRE V

La loi de Mendel et la notion de variété.

Fixité de la Chélidoine laciniée ; résultats de son croisement avec la Grande Éclaire. — Loi de Mendel ; indépendance des caractères ; couples de caractères dont l'un est dominant, l'autre récessif. — La variété est généralement récessive par rapport à l'espèce. — Liste de caractères récessifs qu'on doit attribuer à la mutation. — Variétés et monstruosités. — Un précurseur des mutationistes, Charles Naudin (1867).

Sprenger et les auteurs qui ont depuis étudié la Chélidoine laciniée ne paraissent pas avoir observé de retour atavique de cette forme à l'espèce *Chelidonium majus* ; puisque ces deux types de plantes ont été cultivés côte à côte dans les jardins botaniques sans qu'on ait eu l'occasion d'en constater la dégénérescence, il faut qu'il y ait une circonstance défavorable à la production d'hybrides entre l'espèce et la forme dérivée. Toutefois cette production d'hybride n'est pas impossible et M. de Vries l'a réalisée en 1897 en portant du pollen de *Ch. majus* sur le stigmate de *Ch. laciniatum*. Il dit qu'il a dû castrer de très bonne heure les fleurs de la forme à feuilles laciniées parce que les étamines étaient mûres et donnaient du pollen fertile bien avant que l'ovaire fût complètement développé ; même en prenant ces précautions, il a dû laisser du pollen sur les fleurs castrées de la plante mère, puisque, par le semis des graines récoltées après ces opérations, il n'a obtenu qu'environ une moitié de plantes hybrides ; les plantes non hybrides furent reconnues de suite à la

forme très découpée des lobes des premières feuilles.

La disjonction des caractères, à la suite du croisement de la Chélidoine laciniée avec la Grande Éclaire est très facile à étudier parce qu'on peut faire le dénombrement des descendants de chaque type dans les terrines à semis alors que les jeunes plantules n'ont qu'une ou deux feuilles. Un expérimentateur exercé reconnaît même les deux types à la forme plus ou moins arrondie de l'extrémité des cotylédons, mais il n'y a plus d'erreurs possibles lorsque les deux premières feuilles sont étalées puisque ces premières feuilles sont simples, avec trois ou cinq dents à peine marquées sur les plantules de *Ch. majus* (fig. 10, *m*), et profondément échancrées, avec cinq à sept lobes étroits, sur les plantules de *Ch. majus laciniatum* (fig. 10, *l*).

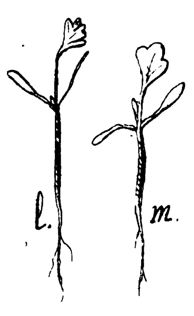


FIG. 10.

A la première génération, de Vries a donc éliminé, comme résultat de l'autofécondation, toutes les plantules à feuilles laciniées; les plantules à feuilles arrondies du type *majus* étaient seules hybrides. Adoptant le langage de Mendel, il a traduit la présence exclusive d'un des caractères sur la première génération hybride en appelant ce caractère *dominant*, par rapport au caractère disparu en apparence qu'il a appelé *récessif*. Les feuilles à lobes larges de l'espèce *Ch. majus* constituent un caractère dominant par rapport aux feuilles laciniées de la forme dérivée, apparue dans le jardin de Sprenger en 1590.

Parmi les nombreuses plantules hybrides à caractère de *Ch. majus*, de Vries en conserva seulement 25 qui donnèrent des fleurs dans un endroit écarté du jardin où elles purent s'entre-croiser librement, mais en

l'absence de toute plante de *Ch. majus*. Les graines, récoltées à l'automne, furent semées au printemps suivant et, parmi les 1.186 plantules qui en dérivèrent, 875 (74,8 p. 100) offrirent le caractère dominant à lobes larges et 311 (26,2 p. 100) le caractère récessif à lobes découpés ou profondément échancrés. A vrai dire, l'expérience n'est valable que pour les différences présentées par les plantules, car si l'on élève les plantes hybrides jusqu'à l'âge adulte, on obtient parfois des formes intermédiaires qui correspondent plus ou moins exactement aux formes *quercifolium* et *fumariæfolium* décrites plus haut, mais il nous suffit ici de parler de la combinaison et de la dissociation des caractères des plantules. De ces essais, il résulte que la disjonction des caractères de plantules dans la descendance hybride du croisement *Ch. majus laciniatum* × *Ch. majus* suit rigoureusement les lois de Mendel.

Dans un Mémoire très remarquable sur la descendance des hybrides, publié en 1866 dans le *Bulletin de la Société des naturalistes de Brünn*, le moine Grégor Mendel a en effet énoncé des règles dont la valeur a été confirmée depuis et qu'on peut résumer ainsi :

Dans les croisements entre races de Pois, il est permis de considérer les divers caractères différentiels comme indépendants et de grouper les états du même caractère chez les deux parents par couples ; le croisement de Pois à grains arrondis et jaunes avec des Pois à grains ridés et verts peut s'écrire :

Pois à grains arrondis, jaunes ×[1] Pois à grains ridés verts,

ou encore, en considérant les caractères de forme et de couleur comme indépendants :

Pois à grains ronds × Pois à grains ridés ;
Pois à grains jaunes × Pois à grains verts.

1. Le signe × équivaut à *fécondé par le pollen de*.

Sous la seconde forme, les caractères différentiels sont groupés par paires représentant deux états possibles du même caractère; ces deux états constituent un couple et la grande découverte de Mendel est précisément d'avoir affirmé et démontré l'indépendance des divers couples de caractères combinés dans certains hybrides.

Dans les cas régis par les lois de Mendel, on admet que chaque couple de caractères associés se comporte comme un caractère unique, uniforme et visible au même degré sur tous les hybrides de première génération; on dit que ce caractère est *dominant* par rapport au caractère disparu qu'on appelle *récessif*. Ce dernier caractère réapparaît d'ailleurs dans la descendance des hybrides, c'est-à-dire à la seconde génération, et, s'il y a un grand nombre de descendants, la proportion des individus à caractères dominants est à celle des individus à caractères récessifs comme 3 est à 1.

Mendel a donné une explication physiologique de ces lois, qui, par un hasard étonnant, avaient été exposées quelques années plus tôt (1863) par Naudin pour expliquer l'*hybridité disjointe*. La disjonction des hybrides dans les générations ultérieures se produit comme si ces hybrides étaient seulement mixtes par leurs cellules végétatives, alors que leurs cellules sexuelles sont toujours pures et du type de l'un ou de l'autre parent. Dans les cas les plus simples, on peut admettre aussi que les cellules sexuelles mâles ou les cellules femelles ayant les caractères du père sont en nombre égal à celui des cellules sexuelles mâles ou femelles ayant les caractères de la mère; dans ces conditions, au moment de la floraison et de la fécondation directe ou croisée entre hybrides de même origine, il y a autant de chances pour que les œufs formés soient le résultat de la fusion de cellules sexuelles du même type, ou de cellules sexuelles du type opposé;

il y a autant de chances pour qu'on ait des retours aux parents purs, ou des reconstitutions d'hybrides de première génération.

La descendance d'un groupe de plantes hybrides se composera donc de trois lots : de plantes pures ayant les caractères du père P, de plantes pures et en nombre égal aux précédentes ayant les caractères de la mère M, enfin de plantes hybrides correspondant à la combinaison des caractères des parents P et M ou (PM), en nombre égal à la somme des individus des deux lots précédents, résultat qui s'exprime par la formule :

$$n\,P + 2n\,(PM) + nM \text{ ou } n\,(P + 2\,(PM) + M).$$

La règle de dominance correspond au fait fréquent que, dans les plantes hybrides, le caractère de l'un des parents (père ou mère) est seul visible durant tout le développement végétatif, alors que le caractère accouplé disparaît complètement. Si c'est le caractère de la mère qui domine, les hybrides de première génération représentés par le symbole (PM) ne peuvent être distingués des plantes pures du type de la mère représentées par le symbole M, et, à la seconde génération, la formule de disjonction se ramène à

$$n\,[P + (2\,(PM) + M)]$$

ou n individus purs ont les caractères récessifs du père et $3n$ individus offrent les caractères de la mère. Dans le cas où le caractère du père domine, il y a au contraire, à la deuxième génération hybride, 3 individus ayant les caractères visibles du père pour 1 individu ayant les caractères du père.

Telles sont, brièvement exposées, les lois de Mendel, dont la vérification expérimentale suffit pour établir l'indépendance des caractères étudiés et justifier les conclusions auxquelles conduit le raisonnement précédent.

Leur auteur les a reconnues dans des croisements de races de Pois dont il a combiné jusqu'à sept couples de caractères différentiels. Les résultats de ces expériences ont été publiés en 1866; malgré la correspondance et les discussions soulevées à leur sujet entre Mendel et Carl Naegeli, un des philosophes naturalistes les plus remarqués du milieu du XIXe siècle, et l'attention qu'a attirée sur elles M. O. Főcke, un des savants les plus autorisés en matière d'hybridation, les expériences, les règles et les conséquences théoriques qui en découlent sont restées complètement dans l'oubli jusqu'en 1900. A cette date et presque simultanément, trois savants découvrirent de nouveau les mêmes règles.

M. Hugo de Vries, à Amsterdam, puis M. Correns, à Berlin, et M. Erik Tschermak, à Vienne, en donnèrent des démonstrations reposant sur des croisements nouveaux ou répétèrent, à leur insu, les expériences mêmes de Mendel. Actuellement, on compte par centaines les essais positifs en faveur de l'application de ces règles aux hybrides de races et de variétés animales ou végétales. Les couleurs des fleurs, des feuilles et des fruits, les découpures des feuilles et des pétales, les poils et les crêtes qui distinguent les variétés de leurs espèces sont les types de caractères indépendants sur lesquels les essais ont été le plus nombreux. Chez les animaux, les couleurs des poils, des plumes et des yeux, l'absence ou la présence de cornes, de crêtes, de poils ou de plumes sur diverses parties du corps correspondent à des caractères qui s'associent par couples dans les croisements des espèces avec leurs races.

Sous le titre de mendéliens, une nouvelle école de biologistes, dont Bateson est le chef, s'est groupée avec le but d'expliquer par la seule application des règles de Mendel la plupart des changements observés chez les êtres vivants et, en particulier, les change-

ments brusques. Nous aurons l'occasion d'en parler plus longuement dans l'exposé des travaux récents sur l'hérédité expérimentale[1].

Pour le moment, il nous suffit d'utiliser les règles de Mendel, d'une part, pour reconnaître l'influence du vicinisme dans le cas où la variation brusque peut paraître attémuée ou même cachée par des croisements entre les espèces et les formes nouvelles qui en dérivent, d'autre part, pour établir, avec une assez grande indécision d'ailleurs, une distinction entre les espèces et les variétés ou les races.

Il est commode de conserver son sens le plus général au terme *variation* qui est employé pour traduire tous les changements de quelque nature qu'ils soient, brusques ou lents, à causes connues ou inconnues, sans parler de transmission héréditaire des modifications parallèles. Le terme *variété* exprime l'existence d'un groupe d'individus, d'une ou de plusieurs lignées, se distinguant de l'espèce par un ou quelques caractères particuliers, transmis intégralement dans les semis lorsqu'on a soin de réaliser l'autofécondation. Comme on le voit, la variété se confond avec la race, terme qui a jusqu'ici été surtout appliqué aux variations héréditaires acquises et fixées par l'homme, en vue d'avantages particuliers. Nous n'avons pas à insister ici sur l'utilité ou la non-utilité des changements.

L'ambiguïté du mot variété disparaît si on l'applique plus strictement à ce que M. de Vries appelle les « variétés régressives ». Ce sont des variations de l'espèce, totalement héréditaires, qui se croisent sans difficulté avec les espèces dont elles dérivent et donnent naissance à des hybrides suivant les lois de Mendel.

1. Voir, même collection, *Les Problèmes de l'Hérédité*, en préparation.

On a reconnu que, dans la grande majorité des cas, les variétés diffèrent de l'espèce seulement par un ou quelques caractères saillants ; elles présentent les caractères récessifs, alors que les espèces offrent les caractères dominants. Cette règle, si elle était toujours applicable, correspondrait à une loi phylogénétique ; la variété, offrant le caractère récessif, serait plus récente que l'espèce, comme cela a pu être prouvé pour les cas suivants :

Espèces dominantes.	Variétés récessives	connues depuis :
Chelidonium majus.	*Ch. laciniatum.*	1590
Fragaria vesca.	*Fr. monophylla.*	1763
Lychnis vespertina (poilue).	*L. v. glabra.*	1880
Mouton Mérinos.	Mérinos de Mauchamp.	1828 etc.

Pour les cas sur lesquels on ne possède aucun document historique, il faut procéder par analogie et la loi de Mendel devient un critérium très important et d'application commode. Les listes suivantes de caractères récessifs correspondent à des exemples connus de variation brusque et on ne peut guère douter que toutes les variétés qui se distinguent des espèces par ces caractères sont nées dans les espèces par mutation. D'autre part, l'indépendance des caractères de variétés récessives avec les autres caractères de l'espèce, démontrée par la vérification de la loi de Mendel, ne peut guère s'expliquer par une autre hypothèse que celle d'une variation brusque, surtout lorsque les caractères ne paraissent avoir aucune utilité immédiate pour les êtres qui les présentent et n'ont pu, par conséquent, être acquis et fixés par une sélection répétée.

Liste de quelques Caractères dominants ou récessifs qui ont été étudiés dans ces dernières années :

Caractères		
Dominants.	Récessifs.	Genres étudiés.
FEUILLAGE		
Ordinaire.	Découpé.	*Chelidonium* (Grande Éclaire). *Primula* (Primevère).
Glauque.	Émeraude.	*Pisum* (Pois). *Triticum* (Blé).
Poilu.	Glabre.	*Lychnis* (Lychnide). *Matthiola* (Giroflée). *Triticum* (Blé).
FLEURS		
Colorées.	Blanches.	*Pisum, Papaver* (Pavots). *Lathyrus* (Pois de senteur), etc.
Simples.	Doubles.	*Primula.* *Matthiola.*
FRUITS		
Epineux.	Lisses.	*Datura, Hordeum* (Orge). *Ranunculus arvensis* (Renoncule des champs).
Ronds.	Ridés.	*Zea* (Maïs), *Pisum.*
Noirs.	Jaunes.	*Solanum nigrum* (Morelle noire). *Atropa Belladona* (Belladone). *Hordeum, Triticum.*
PELAGE des animaux.		
Noir.	Rouge.	Bétail.
Coloré.	Blanc.	Moutons, Cobayes, Lapins, Souris. Vers à Soie.
Poils courts.	Angora.	Lapins, Cobayes, Chats ? etc.

M. de Vries a fait remarquer que la plupart de ces variétés dérivent de l'espèce par l'absence de pigment ou de poils, par l'arrêt de croissance du limbe des feuilles ou des pétales, en un mot, par des caractères qui correspondent, soit à un arrêt de développement, soit à la disparition d'un caractère. On peut souvent, sur les fleurs des variétés blanches, sur les sépales et les nervures des feuilles des variétés glabres, trouver des traces des pigments ou quelques

poils identiques à ceux de l'espèce; on dit que le caractère n'est disparu qu'en apparence, qu'il existe encore *à l'état latent*. Les variétés régressives sont presque toutes dues à la mise en latence d'un ou de plusieurs caractères morphologiques (pigment, poils) ou physiologiques (albumen sucré, au lieu d'albumen amylacé, du Pois et du Maïs).

Les variétés d'un grand nombre d'espèces animales ou végétales fort éloignées ont beaucoup de traits communs et cette ressemblance se traduit par l'addition des mêmes qualificatifs aux noms d'espèces pour les désigner dans la botanique systématique ou dans les catalogues. Presque toutes les plantes à fleurs rouges ou bleues cultivées dans les jardins ont des variétés à fleurs blanches dérivant d'ailleurs de la latence des mêmes pigments, bleus ou rouges, dissous dans le suc cellulaire des pétales; un grand nombre de variétés glabres ou sans épines sont désignées par le qualificatif *glabra* ou *inermis*; les variétés *Papaver dubium glabrum*, *Arabis ciliata glabrata*, *Amygdalus persica lœvis* (Brugnonier) sont des variétés sans poils des espèces correspondantes.

L'intérêt de ces variétés est complété par ce fait qu'elles nous conduisent directement à l'étude des états irréguliers de développement qu'on appelle *anomalies*. Moquin-Tandon[1] a fait une distinction entre les anomalies légères et les anomalies graves des plantes analogue à celle que Is. Geoffroy Saint-Hilaire avait appliquée déjà aux animaux : « Les anomalies légères paraissent, en général, simples et rarement congénitales; elles ne produisent pas de difformités et ne mettent aucun obstacle à l'exercice des fonctions. L'usage a consacré pour elles le nom de *variétés* (*varietates*).

« Les anomalies graves sont plus ou moins complexes

1. *Éléments de Tératologie végétale*. Paris, 1841, p. 28.

et presque toujours congénitales; elles déterminent des difformités plus ou moins grandes et rendent difficile ou impossible l'accomplissement des fonctions. On les a désignées sous le nom de *monstruosités* (*monstra*). »

Les exemples de variations brusques exposés dans les chapitres précédents sont relatifs à la naissance de variétés au sens que nous venons de définir, et l'importance de ces faits, au point de vue de l'origine des espèces, entrevue par Darwin, surtout dans l'ouvrage *The variation of animals and plants under domestication* paru en 1868, avait été déjà nettement mise en lumière par le botaniste français Charles Naudin, dès 1867, comme le prouve la note suivante que Mme Charles Naudin m'a autorisé à publier intégralement :

EXTRAIT *des Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, le 13 mai 1867. (T. LXIV, p. 929-933.)

Tératologie végétale. — Cas de monstruosités devenus le point de départ de nouvelles races dans les végétaux, par M. Ch. Naudin.

« La discussion soulevée récemment par MM. C. Dareste et A. Sanson sur la question de savoir si les monstruosités, dans le règne animal, peuvent devenir l'origine de races particulières, me remet en mémoire des faits tératologiques qui me paraissent démontrer qu'il en est ainsi chez les végétaux. Peut-être faudrait-il, avant tout, s'expliquer sur le sens qu'il convient d'attacher au mot *monstruosité;* pour éviter toute équivoque, je dirai que je l'emploie dans le sens qu'on lui donne habituellement en botanique, celui d'une déviation notable des formes typiques ou réputées telles. Il y aurait effectivement une distinction à faire entre les cas de monstruosités incompatibles avec la faculté de se reproduire par voie de génération chez les individus qui en sont atteints, et ceux où l'altération des formes n'est pas telle, qu'elle entraîne nécessairement la perte de cette faculté. C'est de ces derniers seulement que je veux m'occuper ici, puisqu'ils sont seuls en cause.

« Des faits bien attestés mettent hors de doute, selon moi, que des anomalies considérables, que l'on s'accorde généralement à classer parmi les faits tératologiques du règne végétal,

se transmettent fidèlement d'une génération à l'autre et deviennent le caractère saillant de nouvelles races. La pratique horticole en fournirait un grand nombre, si on avait pris la peine de les recueillir et de les soumettre au contrôle de l'expérience ; mais je n'en puis citer que quelques-uns, parce qu'ils sont les seuls, à ma connaissance, qui aient été examinés scientifiquement, et qu'ils suffisent d'ailleurs pour établir le principe de la transmission des anomalies par reproduction sexuelle dans une série indéfinie de générations.

« Le premier fait de ce genre sera emprunté à M. le professeur Gœppert, de Breslau. C'était un Pavot (*Papaver officinale*) qui offrait la curieuse anomalie de la transformation d'une partie de ses étamines en carpelles, d'où résultait comme une couronne de capsules secondaires autour de la capsule normale et centrale, dont le développement était d'ailleurs complet. Une chose à noter, c'est que beaucoup de ces petites capsules additionnelles contenaient, aussi bien que la capsule normale, des graines parfaites et capables de reproduire la plante. En 1849, M. Gœppert ayant appris que tout un champ de ces pavots monstrueux existait à quelques milles de Breslau, fit semer l'année suivante une quantité considérable de graines tirées à dessein de capsules normales, et presque toutes les plantes qui naquirent de ce semis reproduisirent, quoique à des degrés inégaux, la monstruosité de la génération précédente. Je n'insiste pas sur ce premier fait parce que l'observation n'en a pas été, que je sache, poussée plus loin, et qu'on pourra trouver que le nombre des générations n'est pas assez grand pour qu'on en puisse conclure la stabilité de l'anomalie indiquée.

« Le même doute ne subsiste pas pour les faits suivants. Les horticulteurs adonnés à la culture des Fougères savent que ces plantes sont très sujettes à varier, et que quelques-unes présentent, même à l'état sauvage, de véritables monstruosités dans la conformation de leurs frondes, qui prennent par là des figures très singulières. Ces monstruosités sont recherchées des amateurs de ce genre de plantes, parce qu'ils les considèrent comme un perfectionnement, et elles ont été longtemps rares et d'un prix relativement élevé dans le commerce horticole. Aujourd'hui on se les procure en aussi grande abondance qu'on peut le désirer par le simple semis des spores, à condition que ces spores soient prises sur les parties altérées de la fronde fructifiante. Là où la fronde est restée à l'état normal, les spores ne donnent naissance qu'à des plantes normales ; mais celles des parties monstrueuses de la même fronde reproduisent à coup sûr des plantes affectées du même genre d'altération. Depuis quelques années que ce mode de propagation est en usage, le fait de la transmission des monstruosités par semis

dans les Fougères n'a point encore été démenti par l'expérience.

« Des anomalies très considérables, et qu'on peut avec autant de raison que pour les deux cas précédents ranger parmi les faits tératologiques, s'observent dans les trois espèces de Courges alimentaires, plantes soumises depuis un temps immémorial à la culture, et qu'on n'a jamais trouvées à l'état sauvage. Ces anomalies ont cela de particulier, qu'elles caractérisent des races très tranchées et très persistantes, qui se conservent malgré les changements de lieux et de climats, et résistent même en partie au croisement avec d'autres races des mêmes espèces. La date de leur origine est inconnue, et on ne saurait dire davantage sous quelles influences elles se sont formées ; mais les espèces étant ici tout entières réduites en domesticité, il est très vraisemblable que quelques-unes de ces races, sinon même toutes, ont été produites par le fait même de la culture. Telle est, entre autres, une race de la Courge commune (*Cucurbita pepo*) chez laquelle les vrilles se convertissent toutes en des sortes de rameaux qui donnent naissance à des feuilles, à des fleurs et souvent à des fruits ; telles sont aussi, dans la même espèce, ces nombreuses races à fruits difformes, verruqueux et bizarrement colorés, qui se conservent par le semis toujours semblables à elles-mêmes, tant que les croisements n'interviennent pas pour les modifier. Un exemple plus remarquable encore est celui d'une petite race de Potiron (*C. maxima*) que nous avons reçue de la Chine et observée pendant quelques années au Muséum. Semblable par les organes de la végétation au type de l'espèce, elle en différait étrangement par l'ovaire et le fruit, devenus presque entièrement libres, le tube du calice étant réduit ici à une sorte de plateau servant de soutien aux carpelles. Cependant l'adhérence totale de l'ovaire au tube calicinal, dans lequel il est profondément enchâssé, est donnée par tous les auteurs comme un des caractères essentiels de la famille des Cucurbitacées. On voit par cet exemple combien peut être grande l'amplitude des variations, et aussi quel degré de fixité ces variations peuvent acquérir une fois qu'elles se sont produites.

« Le fait dont j'ai encore à parler est tout récent et il a déjà été porté à la connaissance de l'Académie par M. le Dr Godron, professeur de botanique à Nancy. (Voir les *Comptes rendus* de l'année dernière, premier semestre, p. 379.) Si je le rappelle ici, c'est parce que mes propres observations le confirment de tout point, et surtout parce qu'il nous montre très clairement comment une nouvelle race peut naître d'une anomalie. En 1861, M. Godron trouva dans un semis de *Datura Tatula*, espèce à fruits très épineux, un unique individu dont la capsule était parfaitement lisse et inerme. Les graines tirées de cette capsule

lui donnèrent, en 1862, un lot de plantes qui, toutes, reproduisirent fidèlement l'individu dont elles provenaient. De leurs graines naquit une troisième génération pareillement inerme, et j'ai moi-même observé au Muséum, en 1865 et 1866, la quatrième et la cinquième génération de cette nouvelle race, en tout près de cent individus, dont aucun ne manifesta la moindre tendance à reprendre le caractère du type épineux de l'espèce. Croisée avec ce dernier par M. Godron lui-même, la race inerme a donné des métis qui, à la génération suivante, ont fait retour à la forme épineuse et à la forme inerme, en un mot, se sont conduits comme de véritables hybrides doués de fertilité. M. Godron part de ce fait pour ramener à un seul type scientifique les *Datura Stramonium*, *D. lævis* (de Bertoloni, non de Linné) et *D. Tatula*, trois formes très constantes qui avaient été jusqu'alors tenues pour de bonnes espèces. En y ajoutant le *D. Tatula inermis*, découvert par lui et en quelque sorte né sous ses yeux, c'est quatre formes distinctes, sorties par variation d'un type unique et auxquelles on ne saurait trop dire ce qu'il manque pour être de vraies espèces.

« Ici se présente un point sur lequel j'appelle toute l'attention de ceux qui croient à la mutabilité des formes spécifiques et attribuent l'origine des espèces actuelles à de simples modifications d'espèces plus anciennes. Ils admettent, au moins la plupart d'entre eux, que ces modifications se sont effectuées avec une excessive lenteur et par des transitions insensibles ; qu'il a fallu, par exemple, plusieurs milliers de générations pour transformer une espèce en une autre espèce congénère. Nous ignorons ce qui a pu arriver dans ce lointain des âges, mais ce que l'expérience et l'observation nous apprennent, c'est qu'à l'époque actuelle les anomalies légères ou profondes, les altérations de ce que nous appelons, arbitrairement peut-être, des *types spécifiques*, les monstruosités, en un mot, qu'elles soient passagères et purement individuelles ou qu'elles donnent lieu à de nouvelles races durables et uniformes dans un nombre illimité d'individus, se produisent brusquement, et sans qu'il y ait jamais de formes transitoires entre elles et la forme normale. Une race nouvelle naît toute formée, et le premier individu qui la représente est déjà tel qu'elle se montrera dans les générations suivantes si les circonstances permettent qu'elle se conserve. De nouvelles modifications peuvent s'ajouter à la première et subdiviser la race principale en races secondaires, mais elles se produisent avec la même soudaineté que la première. Je ne me fais pas ici le défenseur de la doctrine de l'évolution, je dis seulement que les phénomènes biologiques de l'époque où nous vivons ne justifient en aucune manière l'hypothèse d'une dégradation insensible des formes anciennes et de la nécessité

de millions d'années pour changer la physionomie des espèces. A en juger par ce que nous connaissons, ces transformations, si elles ont eu lieu, ont pu s'opérer dans un laps de temps incomparablement moins long qu'on ne le suppose. Il se peut, en effet, qu'il y ait de ces alternatives dans la vie de la nature : qu'à des périodes d'immobilité, apparente ou réelle, succèdent d'autres périodes de rapides transformations, pendant lesquelles, ce qui n'était auparavant qu'exceptionnel et anormal devient l'état de choses régulier. Et puis enfin, n'oublions pas que le temps n'est pour nous que la succession des phénomènes, et que, soit que ces phénomènes nous paraissent se succéder avec lenteur, soit qu'ils se précipitent, le résultat reste le même pour la doctrine de l'évolution. Dans un cas comme dans l'autre, le principe de la continuité des choses n'en reçoit aucune atteinte. »

Ces conclusions données par Naudin en 1867, après vingt années de recherches expérimentales sur l'hérédité, résument la doctrine de la mutation de Hugo de Vries.

LIVRE II

LES MUTATIONS DE LA BOURSE A PASTEUR

(*Capsella bursa-pastoris*, Moench.)

CHAPITRE VI

La notion d'espèces élémentaires.

Les Espèces de Linné et leurs Variétés ; discussions théoriques entre partisans de la fixité et partisans du transformisme. — Conception de Jordan sur les espèces systématiques et les formes locales ; diagnoses et étude expérimentale d'espèces nouvelles et méconnues. — Opposition entre Jordan et Darwin au sujet du polymorphisme des Violettes. — Épreuve des espèces élémentaires, ou jordaniennes, par Thuret, M. Bornet, Naudin, Naegeli, de Bary, MM. Rosen, Wittrock, et de nombreux auteurs modernes.

L'histoire des mutations célèbres, rapportée brièvement dans le livre précédent, nous a convaincu de l'existence de changements brusques dans la transmission héréditaire des caractères de l'espèce, sans toutefois nous forcer à admettre le transformisme, car nous n'avons assisté qu'à la naissance de variétés dans l'espèce. La plupart de ces exemples étaient connus avant Lamarck et Darwin; Linné avait prévu l'objection qu'on pouvait en tirer contre le dogme de la fixité des espèces et l'avait écartée en déclarant que le bota-

niste sérieux ne doit pas se préoccuper des variétés.

Adanson admit aussi le principe de la fixité des espèces, mais il critiqua les définitions trop absolues données par Linné : « Les anciens, dit-il, nous ont conservé dans leurs écrits au moins une notice abrégée de toutes les variétés de plantes qu'ils connaissaient; ...M. Linnæus, par un zèle très condamnable, quoiqu'il eût en vue d'abréger l'étude de la Botanique, a voulu, en 1735, supprimer toutes les variétés en les confondant avec leurs espèces; mais il est tombé dans le défaut opposé de diminuer trop le nombre des espèces en les prenant souvent pour des variétés »[1]; la série des caractères naturels qui distinguent les espèces ne se réduisent pas à quelques-uns au gré des classificateurs; pour que la définition de l'espèce soit générale, il faut que la distinction s'étende à toutes les qualités.

De longues observations et des études assidues doivent donner aux botanistes le sens de la valeur particulière des caractères, valeur qui dépend du « génie et des mœurs propres à chaque famille », c'est-à-dire de l'enchaînement plus ou moins naturel des formes classées à l'aide de ces caractères; dans chaque famille, les différences très importantes seront des caractères d'espèce, les différences légères des caractères de variété. Cette conception renferme et résume toutes les notions théoriques qui, depuis

1. Toutefois, ajoute Adanson, « on pourrait dire assez exactement qu'il existe autant d'Espèces qu'il y a d'individus différant entre eux, d'une ou plusieurs différences quelconques, constantes ou non, pourvu qu'elles soient très sensibles et tirées des parties ou qualités où ces différences paraissent plus naturellement placées, selon le génie et les mœurs propres à chaque Famille; de même aussi la Variété paraît distinguée de l'espèce, par la différence quelconque, constante ou non, mais moins sensible, tirée des parties ou qualités où les différences scientifiques ne doivent pas se rencontrer naturellement. » *Famille des Plantes,* 1763, préface, p. cxv.

un siècle et demi, régissent la classification des êtres vivants. De l'œuvre de Linné, il reste la nomenclature et les cadres; Adanson est un précurseur de B. et A. de Jussieu, de Lamarck, de Cuvier et des de Candolle, qui ont découvert les différences caractéristiques séparant les familles, les genres et les espèces, envisagés au point de vue systématique.

Lorsqu'on étudie avec soin quelques familles, ou mieux encore, quelques genres, on constate qu'à côté des espèces systématiques, il existe un très grand nombre de formes, plus ou moins stables, que les classificateurs rangent parmi les variétés. On trouve parmi elles quelques variétés régressives au sens que nous leur avons donné dans le livre précédent, mais il en existe encore beaucoup d'autres qui ne sont ni des espèces proprement dites, ni des lignées distinctes de l'espèce par la latence d'un ou de quelques caractères très saillants; ce sont des formes locales. Elles s'écartent de l'espèce type par un ensemble de différences légères et négligeables dans un système général; mais on ne peut méconnaître leur importance lorsqu'il s'agit de préciser la nature des circonstances par lesquelles les espèces naissent les unes des autres.

L'attention des naturalistes fut attirée sur l'existence des formes locales par les discussions entre les partisans de la fixité des espèces et les partisans du transformisme. Pour ceux-ci, les séries de formes locales convenablement groupées semblaient fournir des passages graduels et insensibles entre les représentants des espèces types, c'est-à-dire entre les formes les plus répandues et assez distinctes pour que les naturalistes en aient fait d'un commun accord de bonnes espèces, désignées selon les règles de la nomenclature binaire; de là à conclure que la transformation des espèces types se fait par ces variétés intermédiaires, il n'y avait qu'un pas, et ce pas, Darwin et la plupart

de ses adeptes l'ont fait. De Quatrefages, Godron et d'autres partisans de la fixité ont bien insisté sur la confusion qui régnait dans la distinction des espèces et des races; leur argumentation fut insuffisante pour arrêter les progrès du transformisme parce qu'ils furent eux-mêmes souvent embarrassés pour établir cette distinction à l'aide d'un critérium précis. Ils invoquaient la stérilité des véritables hybrides, la fécondité des croisements entre races de la même espèce; mais ce procédé physiologique de définition des types n'a pas la valeur qu'on a bien voulu lui accorder et son application est très limitée.

Dans cette lutte entre les défenseurs des espèces fixes et immuables et les partisans de la variabilité permanente et indéfinie, on oublia totalement de tirer parti des expériences nombreuses et concluantes d'un botaniste de Lyon, Alexis Jordan, concernant la fixité des formes locales qu'il appela espèces élémentaires. Botaniste amateur et très entêté, Jordan ne réussit même pas, de son vivant, à prendre une part active à la discussion et il fournit d'ailleurs des arguments défavorables à sa thèse. Darwin n'a connu de ses recherches que son *Mémoire sur l'origine de diverses variétés d'arbres fruitiers*, publié en 1852 par l'Académie Impériale de Lyon ; Godron (1859) ne cite même pas son nom dans son ouvrage en deux volumes sur *l'Espèce*, ayant pour objet la destruction des bases du transformisme naissant.

La collection d'*espèces affines* de Jordan, commencée avec quelques types de Violettes et de Crucifères, s'accrut d'année en année et c'est par centaines de formes que la même espèce se trouva bientôt représentée dans le curieux jardin de Villeurbanne. M. Bornet et Giard, qui m'ont souvent fait part de l'impression que leur avait faite la vue des collections de Jordan, étaient d'accord pour donner à

ces épreuves la plus grande portée scientifique; des lots de plantes, qui n'auraient pu être distingués, même par un botaniste averti qui les eût examinés à quelques dizaines de mètres de distance, offraient un contraste frappant lorsqu'ils étaient réunis côte à côte dans la même plate-bande. La couleur plus ou moins foncée des feuilles, la floraison plus ou moins précoce, l'étalement ou la rapide croissance attiraient l'attention des visiteurs et presque toujours à ces caractères indéfinissables correspondait quelque particularité peu saillante mais précise, une forme de poils, une échancrure aux pétales, une ornementation des graines qui différenciait les types voisins. Jordan prouva par des semis répétés que ces particularités étaient stables au même degré que les caractères définissant les espèces de Linné.

Jordan commença ses recherches vers 1840. De 1846 à 1848, il publia dans les Mémoires de la Société des Sciences naturelles de Lyon ses *Observations sur plusieurs plantes nouvelles, rares ou critiques de la France*, en sept fragments, qui sont des modèles de science et de critique; il se consacra ensuite à la préparation de plusieurs ouvrages dont les premiers tomes seulement furent publiés. Son œuvre, négligée, fut en grande partie perdue, à cause de l'oubli dans lequel elle est tombée vers la fin du XIXe siècle. Le nom de Jordan est souvent cité à côté de ceux de Naudin et de Mendel, depuis 1900, à propos de la théorie de la mutation.

« On est généralement d'accord, dit Jordan dans le troisième fragment, que les plantes qui présentent des caractères constants sont des espèces distinctes; en un mot, que la constance des caractères est la marque de l'espèce. C'est donc de cette constance qu'il importe de s'assurer, avant tout, lorsqu'il s'agit d'une question d'espèce et, pour cela, l'observation directe est la meilleure. »

Étudier la constance des caractères fut le programme de travail du botaniste lyonnais. Lés partisans de la transformation lente des formes déclaraient trouver des termes de passage entre les différentes espèces de Violettes, de Pavots, de Blés et de Poiriers; Jordan démontra par ses cultures expérimentales que les apparences étaient trompeuses dans la grande majorité des cas. Aux affirmations reposant sur quelques observations plus ou moins correctes et rarement personnelles, il opposa le démenti le plus formel reposant sur la culture et les semis de plusieurs milliers de formes pendant des dizaines d'années. Les loisirs que lui laissait une certaine fortune furent consacrés uniquement à grouper dans son jardin de Villeurbanne, près de Lyon, des centaines de lignées de plantes dont il récoltait les graines au cours de nombreux et pénibles voyages en montagne et en plaine, dans le Centre et le Midi de la France et même à l'étranger.

L'évolution des conceptions de Jordan relatives à l'espèce est facile à suivre par la lecture de ses œuvres classées dans l'ordre de leur publication. Il commence par perdre confiance dans les diagnoses de Linné en comparant les caractères d'individus de la même espèce récoltés en différentes stations; les descriptions données par Linné sont, d'après lui, nulles par elles-mêmes dans la plupart des cas et la nomenclature qu'il a fait adopter n'a de valeur que par l'usage qui l'a consacrée; l'indécision même des termes rend toute discussion impossible; avant tout, on devrait cesser les comparaisons de plantes en herbier qui se terminent par l'adoption de nouveaux noms d'espèces et ne plus confondre, avec les espèces des classificateurs, « les formes immuables et évidemment irréductibles qu'on trouve dans la nature et dans la culture et qui sont les vraies espèces :

« *Toutes les fois que des formes voisines par leurs*

caractères se trouvent placées dans des conditions identiques et que les différences qui les séparent subsistent, considérées dans leur ensemble, je dis qu'elles doivent être considérées comme des espèces distinctes. »

Il n'y a, pour Jordan, ni grosses ni petites espèces, ni races, ni variétés; il n'existe que des lignées, dérivant, à l'origine, d'une plante ou d'un couple unique, immuables dans leurs caractères. Il a pu le prouver par la culture des formes critiques, celles dont quelques auteurs croient observer la transformation actuelle. Il démontra ainsi que la Pensée des Champs (*Viola tricolor* de Linné), dont on a souvent noté le polymorphisme, est un assemblage complexe de plusieurs dizaines d'espèces distinctes, absolument indépendantes les unes des autres et complètement stables dans les semis, même si on les fait côte à côte. Un examen superficiel fait reconnaître des lignées à grandes fleurs, des lignées à petites fleurs, et toute une série d'intermédiaires, mais ce n'est là qu'une apparence, ou qu'un procédé de description; en réalité, des détails minutieux dans le dessin et la forme des pétales, dans les stries et les taches qui ornent les fleurs, dans la forme et la longueur des éperons, dans la courbure des styles et la taille des graines constituent des différences précises et stables, bien définies, auxquelles on ne peut, pour être logique, enlever toute valeur. Il en est de même pour les Tulipes, les Chardons (*Carduus*), les Gratterons (*Galium*), les Plantains (*Plantago*), les Corbeilles d'argent (*Iberis*), les Renoncules, les Centaurées, les Genêts, les Pavots, etc. Les *Diagnoses d'espèces nouvelles ou méconnues pour servir de matériaux à une Flore réformée de la France et des contrées voisines*, dont le premier volume seul fut publié par Jordan en 1864, renferment la description de plus de 350 espèces nouvelles, parmi lesquelles 25 *Arabis*, 38 *Biscutella*,

26 *Erysimum*, 53 *Erophila* (*Draba verna*), 25 *Iberis*, soit plus de 150 espèces nouvelles pour la seule famille des Crucifères.

Ajoutons que Jordan n'a jamais eu l'intention de substituer son système à celui de Linné; il a souvent déclaré qu'il ne fallait pas modifier les cadres de la Systématique et qu'il était nécessaire de conserver le plan généralement adopté en botanique pour ne point amener la rapide déchéance de cette science. Ce que Jordan a voulu montrer, c'est qu'on n'avait pas le droit de tirer des conclusions du seul rapprochement de mots ayant une valeur conventionnelle et de faits inexacts ou mal observés. Dire qu'on trouve des termes de passages entre la *Viola tricolor* et la *Viola lutea* de Linné, que ces termes de passages représentent la filiation ou l'enchaînement naturel de ces espèces, c'est donner aux faits une signification qu'ils n'ont point et les dénaturer complètement par un examen trop superficiel.

Les travaux de Jordan sur les Pensées sauvages furent publiés en 1848 et Darwin a écrit, en 1868 : « La distinction spécifique entre la *V. lutea* et la *V. tricolor* est principalement basée sur ce que l'une est complètement vivace et l'autre moins, ainsi que sur quelques autres différences insignifiantes dans la forme de la tige et des stipules. Bentham réunit les deux formes et M. H. C. Watson fait observer que, tandis que la *V. tricolor* se confond avec la *V. arvensis* d'une part, elle se rapproche tellement, d'autre part, de la *V. lutea* et de la *V. Curtisii*, qu'il n'est pas facile d'établir une distinction entre elles.

« Il en résulte qu'après avoir comparé de nombreuses variétés, je renonçai à la tentative comme trop difficile pour quiconque n'est pas botaniste de profession. La plupart des variétés présentent des caractères si inconstants que lorsqu'elles poussent dans des terrains pauvres, ou qu'elles fleurissent hors

de leur saison ordinaire, elles produisent des fleurs plus petites et différemment colorées... » Et cependant Jordan et, après lui, M. Wittrock (1903) ont démontré l'absolue fixité de ces types de *Viola*.

Pour distinguer les espèces systématiques de Linné des lignées distinctes et stables étudiées par Jordan, on convient de désigner celles-ci par le nom d'éléments de l'espèce ou encore d'*espèces élémentaires ;* beaucoup d'auteurs les appellent aussi *espèces jordaniennes* en l'honneur de celui qui a consacré sa vie à en démontrer l'existence, tant parmi les plantes sauvages que parmi les plantes cultivées.

Thuret et M. Bornet, puis Naudin, eurent quelques relations avec Jordan et purent observer ses cultures. Ils furent très étonnés de découvrir, en parcourant les plates-bandes de son jardin, des milliers d'espèces affines, éléments de la même espèce de Linné, mais que le rapprochement montrait si distinctes qu'on ne pouvait les confondre après les avoir examinées quelques instants; le contraste était surprenant entre l'identité des plantes d'une même lignée et le polymorphisme excessif des lignées d'une même espèce systématique. Avec Jordan, il fallait bien avouer que si l'on trouvait des séries de termes de passage entre les espèces conventionnelles des classificateurs, les lignées ou espèces élémentaires prises à part formaient cependant des groupes limités et bien distincts les uns des autres. Thuret fit l'épreuve au Jardin d'Antibes de quelques espèces élémentaires de Coquelicots qui lui avaient été communiquées par Jordan ; M. Bornet m'a offert très obligeamment les capsules récoltées après ces essais, et je les ai utilisées pour étudier le polymorphisme d'une station de *Papaver Rhœas* en mutation (1907) ; il n'est pas impossible d'ailleurs qu'on ait eu affaire ici à des hybrides.

Charles Naudin, surtout, était admirablement préparé par ses longues expériences relatives à l'hybridation et à l'acclimatation des végétaux pour critiquer et pour apprécier le travail patient du botaniste lyonnais. Son opinion est d'autant plus intéressante qu'il fut, dès les débuts du transformisme, un admirateur et un partisan des doctrines darwiniennes[1]. De Quatrefages le place, avec raison, parmi les précurseurs du darwinisme.

Dans un mémoire sur les *Espèces affines et la théorie de l'évolution*[2], Naudin reconnaît le don d'observation de Jordan et la valeur de ses travaux; il s'excuse presque d'avoir à en critiquer la méthode. Après dix années de culture, le *Draba verna* de Linné est subdivisé en dix éléments; en vingt ans, le nombre des espèces élémentaires dépasse cinquante; en trente ans, il atteint deux cents. Il est incontestable, ajoute Naudin, qu'un bon nombre des espèces linnéennes, sinon même toutes, ne sont que des assemblages de formes affines, souvent fort nombreuses. Les cultures de Jordan prouvent que les espèces élémentaires existent et conservent leur autonomie sans se confondre et sans s'hybrider comme il convient à de bonnes espèces, mais cette constatation ne prouve rien concernant leur origine et ne donne aucun renseignement sur le fait qu'elles datent de la création, comme le veut Jordan, ou qu'elles dérivent par simple variation d'une forme antérieure plus plastique.

Vers la même époque, lorsque l'hypothèse du transformisme fut définitivement admise par la grande majorité des naturalistes, l'attention fut de nouveau attirée sur les espèces affines par le botaniste Naegeli. Ses cultures d'Épervières (*Hieracium*), récoltées tant

1. Madame Naudin m'a remis plusieurs lettres inédites de Darwin à Naudin qui ne peuvent laisser de doute sur les relations amicales de ces deux savants.

2. *Bulletin Société botanique de France*, 1874.

en montagne qu'en plaine, le forçaient à pulvériser ce genre en plus de 2.000 espèces élémentaires; plusieurs auteurs publièrent des résultats analogues concernant les Ronces (*Rubus*) et les Rosiers. On sait actuellement que la plupart des Épervières sont parthénogénétiques et se propagent sans fécondation préalable par de fausses graines qui ne sont que des fragments d'individus, n'ayant d'autre valeur que celle des bourgeons, des boutures ou des greffes. De même les Ronces se reproduisent très rarement par le semis; les touffes s'étalent grâce à une particularité des rameaux végétatifs qui, à l'automne, se courbent fortement et s'enfoncent en terre, tandis que leur pointe se renfle et devient un tubercule de réserve ou marcotte qui, l'année suivante, constitue une nouvelle plante. Aussi, le polymorphisme de ces genres correspond au polymorphisme d'individus dont on n'a point éprouvé la constance par la reproduction sexuelle; ils ont, pour la plupart, des caractères d'hybrides ou de métis qui les rendent comparables aux nombreuses variations des Poiriers et des Pommiers de nos jardins.

Il n'en est pas de même pour la plupart des espèces étudiées par Jordan. En 1885, De Bary et son élève M. Rosen se sont proposé de contrôler les cultures des types de *Draba verna*, faites par Jordan vingt ans plus tôt; non seulement ils retrouvèrent les formes étudiées à Lyon, mais ils en décrivirent quelques autres nouvelles, aussi importantes et aussi stables. M. Wittrock a fait un travail analogue sur les Pensées de Suède (*Viola tricolor* et *V. Sudetica*), M. Lidforss sur les Ronces; Th. Brunn von Neergard, M. Nilsson et moi-même[1] avons étudié les Céréales. Actuellement, la grande majorité des botanistes est convaincue de l'existence des espèces élémentaires.

1. BLARINGHEM. *L'Amélioration des Crus d'Orges.* Paris, 1910.

Au point de vue expérimental, elles se distinguent des variétés régressives en ce qu'elles présentent rarement des caractères de vicinisme, lorsqu'elles vivent en mélange avec d'autres espèces affines; de plus, les lignées issues de leurs croisements ne donnent pas lieu à des retours aux caractères des parents régis par les règles de Mendel.

Au point de vue de la diagnose, les caractères distinctifs des espèces affines ne consistent pas en des changements plus ou moins saillants dans la forme, la couleur, la consistance de quelques organes, mais ils portent sur la plupart des parties de la plante, la ramification des tiges et des grappes, la distribution des fleurs et des fruits, le groupement des nervures des feuilles et des pièces florales. Les poils eux-mêmes constituent des caractères absolument stables qui permettent de définir avec précision des groupes d'individus très homogènes dans la plupart des espèces systématiques de Linné. En zoologie, on emploie couramment des caractères de cette importance pour distinguer les Insectes dont on a décrit plus de trois cent mille espèces. Les diagnoses des conchyliologistes et des paléontologistes correspondent presque toujours à des espèces jordaniennes. Nous allons voir, par quelques exemples, combien l'existence de ces formes complique l'étude expérimentale du transformisme.

CHAPITRE VII

Les formes de la Bourse à pasteur.

Stations et caractères de la Bourse à pasteur (*Capsella bursa-pastoris* Linné). — Espèces élémentaires *præcox, sabulosa,* décrites par Jordan ; *rubella,* décrite par Reuter; valeur des 70 espèces élémentaires étudiées par l'auteur suédois E. Almsquist. — Travaux de M. G. Shull sur les Bourses à pasteur américaines ; *Bursa bursa-pastoris heteris, B. bp. simplex* se comportent comme des variétés d'une même espèce. — Incertitudes sur la valeur de *Capsella gracilis* Grenier, *C. Gelmii* et *C. drabiformis* Murr ; monstruosités ou hybrides.—Déformations de la Bourse à pasteur attaquée par un champignon *Cystopus candidus ;* hypothèse sur l'origine des monstruosités de la Bourse à pasteur. — Difficultés que présentent les cultures expérimentales.

La Bourse à pasteur (*Capsella bursa-pastoris* de Linné) est l'une des mauvaises herbes les plus connues et les plus communes. Elle se développe toute l'année au pied des murs, sur le bord des chemins, le long des canaux et des lignes de chemin de fer, dans les jardins, sur les sentiers et les plates-bandes mal entretenues, puis à l'automne, dans les champs, sur les toits, partout où le sol est nu et bien éclairé. C'est la plante la mieux connue de l'Europe à cause de sa fréquence et surtout de sa floraison continue ; elle sert d'exemple aux maîtres tout le long de l'année, et ses caractères sont si nets qu'ils sont utilisés pour l'illustration d'un grand nombre de leçons de botanique.

Ses fleurs sont cependant petites et peu visibles ;

les quatres pétales blancs tombent aussitôt après l'épanouissement et entraînent avec eux les six étamines à anthères vides et desséchées ; les quatre sépales verts ne sont guère plus persistants. Le fruit,

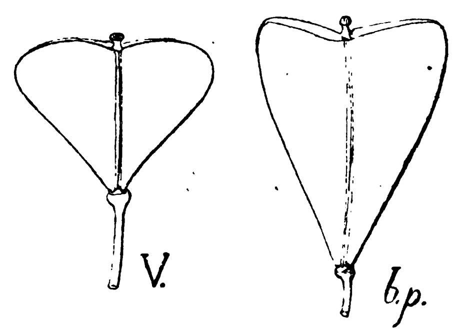


Fig. 11.

formé de deux valves plates fixées par leur ouverture étroite sur un cadre ovale allongé (fig. 11), est absolument caractéristique de l'espèce ; il ressemble à une bourse plate, à fond large, à coins arrondis et à ouverture rétrécie ; dans toutes les langues, et même dans les patois locaux, la forme du fruit fournit les termes employés pour désigner cette mauvaise herbe [1].

Cette plante appartient à la famille des Crucifères qui renferme aussi le Colza, les Choux, les Radis, les Ravenelles, les Giroflées, les Lunetières, les Corbeilles d'Argent, les Alysses ; tous ces genres, créés par Tournefort, se distinguent par la forme des fruits. Dès le début de la classification, le nom de *Bursa* fut donné à l'espèce qui nous occupe, et actuellement les auteurs anglais et américains, avec Britton, la dési-

1. En allemand *Hirtentasche*, en anglais *sheperd's-purse*.

gnent encore par les mots *Bursa bursa-pastoris*, tandis que les auteurs européens, avec Linné, ont adopté le nom *Capsella bursa-pastoris*.

L'espèce est très répandue ; bien qu'elle soit d'origine européenne, elle s'est si bien naturalisée en Amérique qu'on la trouve partout dans la zone tempérée septentrionale. Elle est naturellement très polymorphe comme cela a lieu pour les espèces à domaine très vaste, mais les caractères qui distinguent les divers types sont si fugaces ou si peu nets, qu'on n'a pu y distinguer qu'une seule grosse espèce. Jordan, le premier[1], a insisté sur la nécessité de fragmenter cette espèce en plusieurs types élémentaires à caractères stables dont il a fait l'épreuve pendant plusieurs années dans son jardin de Villeurbanne.

Dans ce jardin même, il en a trouvé deux espèces élémentaires qu'il a désignées par les qualificatifs de *C. bp. præcox* et *C. bp. sabulosa*. La première porte des grappes de fleurs courtes et denses, des fruits ou silicules triangulaires, des tiges de couleur brune ou rouge à feuilles presque entières ; elle fleurit toute l'année et, grâce à sa précocité, peut donner deux ou trois générations par an. La forme *sabulosa*, quoique de petite taille est, selon les cas, annuelle ou bisannuelle ; ses silicules ont des lobes ovales formant une large échancrure vers la base du style. Dans le département du Rhône, Jordan put récolter d'autres espèces élémentaires auxquelles il a donné les noms de *agrestis*, *ruderalis*, *virgata* et dont les caractères distinctifs n'ont d'intérêt que pour des spécialistes ; il a récolté aussi plusieurs échantillons de la *Capsella*

1. *Diagnoses d'espèces nouvelles ou méconnues pour servir de matériaux à une flore réformée de la France et des contrées voisines*. Paris, 1864.

bursa-pastoris rubella, déjà dénommée par Reuter, qui est l'un des types les plus communs et les mieux étudiés.

La valeur systématique de *Capsella rubella* Reuter paraît bien établie, car de nombreux auteurs, MM. Vincenz Borbas (1894), Joseph Murr (1900), Almsquist (1907), et d'autres, qui se sont occupés plus spécialement des formes de la Bourse à pasteur, s'accordent pour la considérer, soit comme une grosse espèce, soit même comme un groupe considérable pouvant lui-même être subdivisé en types de second ordre. Les calices plus ou moins veinés de rouge donnent aux jeunes grappes de fleurs un aspect très particulier qui ne laisse pas d'hésitations dans la diagnose, mais ce caractère, à lui seul, suffirait à peine pour en faire une variété ; elle se distingue encore des Bourses à pasteur communes, avec lesquelles elles croissent, par les feuilles plus petites et serrées, les pétales courts, et surtout par les capsules à parois latérales concaves, à lobes arrondis très allongés. M. Murr a cherché avec beaucoup de soin des intermédiaires entre *Capsella bursa-pastoris* et *C. rubella* et il n'a trouvé qu'une forme à capsules en partie cordiformes, en partie triangulaires, vivant dans l'île Strasser près de Linz ; il la considère comme un type monstrueux dont la transmission héréditaire est inconnue.

En 1907, un auteur suédois, M. E. Almsquist, a donné une liste de plus de 70 espèces élémentaires de la Bourse à pasteur, qu'il a toutes dénommées et récoltées en diverses localités de France, d'Italie, et surtout de l'Europe septentrionale. Ces prétendues espèces élémentaires n'ont qu'une valeur douteuse ; le plus souvent elles n'ont été observées que pendant deux, rarement quatre générations ; les caractères utilisés pour les séparer sont fondés en partie sur la forme des rosettes et des découpures des feuilles, carac-

tères qui varient beaucoup avec les conditions de culture.

Dans plusieurs essais, j'ai obtenu des rosettes de feuilles d'aspect très différent, en partant de plantules issues des graines récoltées sur la même plante, suivant qu'elles étaient élevées en terrines, repiquées en pleine terre ou simplement semées sans aucun soin. M. Almsquist déclare d'ailleurs que ses essais ont été assez souvent interrompus, soit par la mort de toutes les plantes de ses lignées, ce qui indique qu'elles n'étaient pas très nombreuses, soit à la suite de divergences qu'il a attribuées à la fécondation croisée ; or, dans une critique de ces résultats, le biologiste américain, M. G. H. Shull, fait remarquer qu'il a rencontré les mêmes difficultés après avoir pris soin de supprimer toutes les possibilités de fécondation croisée. C'est donc que les caractères employés par M. Almsquist pour délimiter ses formes de Capselles n'ont pas été convenablement choisis ou suffisamment étudiés.

Les travaux de M. G. H. Shull (1909) relatifs à quelques formes américaines seulement, aboutissent à des conclusions beaucoup plus nettes. M. Shull a mis en évidence deux couples de caractères distinguant des variétés nouvelles qu'il a trouvées en Amérique et il a donné aux quatre types séparés ainsi les noms de *Bursa bursa-pastoris heteris*, *B. bp. tenuis*, *B. bp. rhomboïdea*, *B. bp. simplex*. La première variété citée correspond par quelques-uns de ses caractères à *Capsella bp. rubella* ; les graines provenaient de plantes récoltées en 1905, à Edgevood, dans l'Ohio, et dans le jardin Jackson Park, à Chicago, en 1906, près du jardin expérimental de l'Institut Carnegie, à Cold Spring Harbor, Long Island, et à Tucson, en Arizona ; de l'ensemble de ces épreuves, il semble que *Bursa bp. heteris* est très répandue dans l'Amérique du Nord.

Pour la décrire, il faudrait entrer dans de nombreux détails morphologiques sans intérêt immédiat; il suffit de dire que les feuilles de la rosette (fig. 12, *bp.*), très découpées, présentent toujours des lobes de second ordre bien accentués qui sont séparés de la nervure principale de la feuille par une échancrure. Les caractères des *B. bp. simplex* en diffèrent notablement ; jamais les échancrures de premier ordre des feuilles n'atteignent la nervure principale et même beaucoup de feuilles sont simples (fig. 12, V.). La lignée étudiée par M. Shull provenait d'Edgevood (Ohio), où elle fut récoltée en 1905 avec la première lignée citée de *B. bp. heteris;* d'après les descriptions qui en sont données, elle correspond à *Capsella bp. gallica* de M. Almsquist, la plus répandue en France.

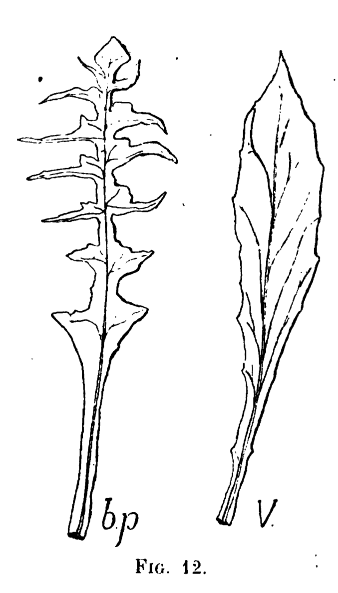


Fig. 12.

Les formes *Bursa bp. tenuis* et *B. bp. rhomboïdea*, trouvées par M. Shull en Amérique, sont intermédiaires entre les deux variétés extrêmes *heteris* et *simplex*, et, comme cet auteur l'a prouvé par des croisements, elles peuvent être obtenues par la combinaison des caractères des deux variétés précédentes, qui suivent, dans leur disjonction, les règles de Mendel, avec *heteris* comme type dominant, et *simplex* comme type récessif.

Voici les résultats obtenus après l'étude de la des-

cendance de plusieurs hybrides suivis pendant deux générations. Lorsqu'on croise *Bursa bp. heteris* avec *Bursa bp. simplex* ou encore *Bursa bp. rhomboïdea* avec *Bursa bp. heteris*, les hybrides sont uniformes et leurs caractères correspondent assez exactement au type dominant *Bursa bp. heteris*; mais la descendance des hybrides suivie en deuxième génération renferme simultanément les formes *heteris*, *tenuis*, *rhomboïdea* et *simplex* dans les proportions de 9 : 3 : 3 : 1, proportions qui prouvent que le croisement des variétés *B. bp. heteris* et *B. bp. simplex* se comportent comme les dihybrides de Mendel (hybrides entre plantes différant par deux couples de caractères indépendants). Les deux couples de caractères que l'on peut opposer sont :

a) Lobes primaires des feuilles, allongés, étroits, dominant les lobes primaires larges ou nuls.

b) Lobes secondaires formés et séparés par une échancrure médiane, dominant l'absence de lobes secondaires.

Dans les descriptions de M. Shull, il n'est pas question de la coloration rouge des fleurs, ni de la forme particulière des capsules qui sont identiques pour toutes les plantes; ces types ont une origine récente et sont dérivés, sans doute depuis un siècle ou deux, de *Bursa bursa-pastoris heteris*, qui paraît être une lignée spéciale de la *Capsella bp. rubella* d'Europe.

Au point de vue de la systématique et de la phylogénie du groupe des Bourses à pasteur, ces formes peuvent être regardées comme équivalentes aux variétés de Capselle à grandes fleurs, ou de Capselles dépourvues de pétales, stables dans les semis, qu'on peut se procurer dans la plupart des jardins botaniques d'Europe où elles sont classées sous les noms *C. bursa-pastoris grandiflora* et *C. bursa-pastoris apetala*.

On conçoit comment les formes *rhomboïdea* et *tenuis* ont pu naître par le croisement des deux types extrêmes ; mais on ne sait comment expliquer la présence simultanée des extrêmes dans la même localité de l'Ohio où elles vivent côte à côte sans qu'on y trouve les intermédiaires, dont la rareté résulte peut-être de l'autofécondation presque constante des plantes du genre *Capsella*.

On a aussi attribué à des hybridations l'origine de plusieurs types de Bourse à pasteur trouvés de temps à autre dans quelques rares localités de France et d'Autriche. Grenier, dans sa *Flore du Jura*, a signalé (1851), sous le nom de *Capsella gracilis*, une forme à capsules pendantes, toujours atrophiées et en partie stériles, forme qui a été retrouvée par Gelmi, à Villazano, et par M. Murr, aux environs de Trente ; pour ces derniers auteurs, la forme *gracilis* serait un hybride entre *C. bursa-pastoris* type et le *C. bp. rubella;* les fruits qui ne sont pas avortés présentent, en effet, une grande analogie avec ceux de cette dernière espèce, et, d'autre part, l'avortement de la plupart des fleurs semble indiquer la nature hybride de cette plante. Jordan prétend aussi que *C. gracilis* ne peut à aucun titre être considérée comme une espèce ; il l'a rencontrée plus souvent en certaines années que dans d'autres et il arrive fréquemment que toutes les silicules avortent.

De même, les doutes sont nombreux et ne peuvent être levés sur la nature des formes décrites par M. Murr sous les noms de *Capsella bp. Gelmii* et *C. bp. drabiformis* (fig. 13, *d*). La première, à pétales grands, à capsules nombreuses, arrondies, cordiformes et très ventrues, est connue par deux échantillons seulement trouvés sur la Piazza del Vô, à Trente, par M. Murr lui-même. La seconde forme fut récoltée, en peu d'exemplaires, par Gelmi, en 1879, dans les

champs voisins de Trente, appelés « Alle Ghiaje »; lorsqu'il eut l'occasion d'en parler, dans une *Revision de la flore du bassin de Trente*, Gelmi fit cette remarque qui montre combien la solution de cette question peut soulever de difficultés : « Est-ce une monstruosité ou un hybride avec le *Draba verna* ? »

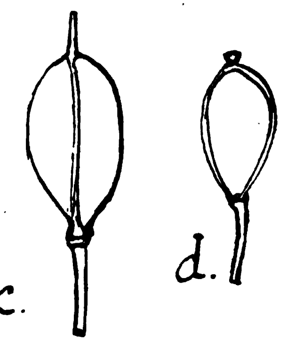


FIG. 13.

L'analogie de cette question avec la réponse de Linné à la présentation de la Pélorie de la Linaire est frappante. C'est avec un véritable étonnement que les savants les plus remarquables et les plus érudits ont reconnu l'association sur une même plante de caractères qu'ils considéraient comme propres à des genres différents. On ne peut aujourd'hui s'empêcher de sourire en lisant l'explication fantaisiste du célèbre classificateur suédois qui vit, en la *Peloria*, un hybride monstrueux entre la Jusquiame ou le Tabac et la Linaire; les réserves qu'il fit à ce sujet sont celles que Gelmi fut obligé de présenter en décrivant une Bourse à pasteur offrant les fruits allongés et cylindriques du Cresson (*Nasturtium sylvestre*). Peut-être valait-il mieux, à cette époque, ne pas en tenir compte et se refuser à toute explication, en disant que ces plantes étaient des monstres.

Les naturalistes qui ont étudié les monstruosités végétales ont souvent cherché à les expliquer par la présence d'un parasite animal ou végétal. La Bourse à pasteur, en particulier, est très souvent attaquée par un Champignon inférieur, le *Cystopus candidus*, dont les filaments mycéliens se glissent entre les cellules, s'infil-

trent dans les tissus qu'ils rongent avec leurs suçoirs arqués comme des griffes, puis viennent à la surface des tiges et des grappes pour former des croûtes d'un blanc brillant, remplies de spores microscopiques. Dans les années pluvieuses, à l'automne et au printemps, il est difficile de trouver des pieds âgés de Bourse à pasteur qui ne présentent pas quelque rameau atteint par ce parasite qui mérite le nom de déformant autant que le champignon qui provoque la cloque du Prunier. Les tiges attaquées sont renflées, épaissies, arquées et crevassées comme si la sève trop abondante gonflait les tissus au point de les faire éclater; les pédoncules floraux subissent les mêmes changements, tandis que les sépales, les pétales, les étamines et l'ovaire des fleurs présentent des métamorphoses qui les rendent méconnaissables. On peut, en choisissant les cas, y trouver quelques ovaires ayant la forme de ceux décrits par Gelmi comme appartenant à *C. bp. drabiformis*, mais ces derniers avaient des parois minces et étaient remplis de graines, leurs fleurs offraient des étamines, des pétales et des sépales normaux et il n'y avait sur elles aucune trace extérieure de parasite.

De cette digression, il suffit de retenir que certains organes infestés par un parasite prennent parfois des formes qui sont caractéristiques de plantes appartenant à d'autres espèces et même à d'autres genres. On pourrait en déduire une hypothèse dont je n'ai d'ailleurs pu trouver jusqu'ici de preuves expérimentales. Les fruits atteints par le *Cystopus candidus* sont déformés et stériles; mais il peut arriver que, sur une grappe à demi détruite, quelques fruits, ceux de la base en particulier, se soient développés normalement, en apparence du moins, et qu'ils aient fourni des graines fertiles; l'infestion étant déjà commencée, ces graines ont pu être influencées dans leur formation et leur croissance par la présence du cham-

pignon parasite, au point de donner naissance soit à des embryons très déformés, incapables de vivre, soit, de temps à autre, à des plantules ayant des caractères légèrement différents de ceux de l'espèce initiale.

Depuis deux ans, j'ai fait des semis de plusieurs milliers de graines de Bourse à pasteur récoltées dans ces conditions, sur des grappes déformées par le *Cystopus*; j'ai semé parallèlement et pour d'autres essais des graines récoltées sur des pieds sains; aucune anomalie attribuable à la maladie ne me permet de confirmer l'hypothèse émise, mais la diminution du nombre des plantules levées dans les semis provenant de plantes malades est telle, que je suis convaincu de l'action nuisible du champignon sur la formation des graines qui paraissent saines.

Les expériences dont il s'agit sont très délicates et il ne faut pas s'étonner des réserves dont elles sont l'objet. La culture des plantes sauvages est beaucoup plus compliquée que celle des plantes cultivées. Lorsque, dans un champ convenablement préparé, on sème du blé grain à grain, il y a de grandes chances pour que 95 p. 100 des grains germent et, si l'expérience l'exige, on peut, en semant les grains à des intervalles égaux et repérés, suivre la descendance de nombreuses plantes sans de grosses difficultés. Une longue pratique a d'ailleurs appris que les céréales se sèment à l'automne ou au printemps, que la levée a lieu huit à quinze jours plus tard, que la floraison, complète en juin, est suivie d'une maturité qui, pour tous les lots en expérience, a lieu en août.

Les plantes sauvages, et la vulgaire Bourse à pasteur elle-même, donnent plus de soucis; toutes les plates-bandes des jardins en sont infestées; il faut donc éviter de semer les graines d'essai dans ces plates-bandes puisqu'on ne pourrait distinguer à la récolte les plantes provenant de graines semées de celles qui ont levé spontanément. La terre utilisée pour les

semis en cuvette doit être stérilisée à l'air chaud, à une température de 150 à 200 degrés; ce traitement lui fait perdre presque toujours sa porosité, c'est-à-dire la facilité d'absorber l'eau sans se transformer en boue; chauffée dans une autoclave humide, même à 80 degrés, elle donne après le refroidissement des gâteaux de terre durcie qu'il faut briser au maillet. J'ai fait ces diverses épreuves avant d'adopter comme la plus convenable la terre des fourrés boisés, à peine visités dix fois par an, prise à une profondeur de 50 centimètres sous l'amas des feuilles et des brindilles en décomposition. De nombreux essais ont montré que cette terre ne renferme pas de graines de Bourse à pasteur, espèce qui ne se développe pas à l'ombre.

Dix cuvettes de cette terre, placées sous couche et arrosées tous les jours à l'aide d'une seringue, puis ensemencées avec des centaines de graines récoltées sur des plantes saines donnent, au bout de quelques mois, de rares lots dont la levée est à peu près réussie; tantôt les graines employées ne sont pas assez âgées et il faut plusieurs mois de repos végétatif avant qu'elles germent rapidement; tantôt les graines n'étant pas suffisamment mûres ou sèches au moment de leur récolte, se recouvrent de moisissures qui en déterminent la perte; souvent aussi la cause de la non-levée des plantules ne peut être découverte.

Si ces difficultés se rencontrent assez souvent dans les essais de graines récoltées sur des plantes saines, on conçoit qu'elles sont plus fréquentes et plus difficiles à éviter, lorsque les graines proviennent de plantes malades ou même seulement hybrides. Dans ces deux derniers cas, la plupart des ovules, bien que normalement constitués, n'évoluent pas en graines et se réduisent à la maturité en petites poches membraneuses, desséchées et brunâtres, qui ne sont autres

que les membranes d'enveloppe ; ces graines avortées sont fréquentes dans les fruits, normaux en apparence, des Bourses à pasteur atteintes par le *Cystopus* et aussi dans les capsules plus ou moins gonflées que j'ai obtenues en fécondant des ovaires de *Capsella bursa-pastoris* type avec le pollen de la *C. bp. rubella* ou encore avec le pollen de *C. Viguieri*, dont il sera question plus loin.

Il est facile de comprendre maintenant les difficultés qu'ont rencontrées les divers auteurs qui ont voulu étudier la nature des formes décrites sous les noms de *gracilis* par Grenier, *pseudo-rubella*, *drabiformis* et *cameliniformis* par M. Murr.

Nous allons examiner avec plus de détails l'histoire de cette dernière forme qui a des points communs avec un des exemples de mutation d'espèces les mieux connus.

CHAPITRE VIII

La naissance par mutation de " Capsella Heegeri " (Solms-Laubach).

Étude critique de quelques formes rares de Bourse à pasteur à fruits arrondis comme ceux de la Cameline : *Camelina microcarpa* Willk. *Capsella pseudo-Heegeri* Noll, *Capsella cameliniformis* Murr. — Difficultés que présentent la fécondation croisée et l'hybridation de la Bourse à pasteur ; insuccès des hybridations entre cette espèce et la Cameline cultivée ; pollination et fécondation. — Histoire de la découverte de *Capsella Heegeri* et son interprétation par M. Solms-Laubach ; stabilité complète de la forme nouvelle qu'on classe comme une espèce et non comme un genre aberrant. — Démonstration des affinités de *Capsella Heegeri* et de *C. Bursa pastoris* par leur hybridation réalisée par M. Shull : différences entre les hybrides d'espèces et les hybrides de variétés de la même espèce.

Willkomm et Lange ont décrit, dans le *Prodrome de la Flore d'Espagne*, sous le nom de *Camelina microcarpa*, une Crucifère récoltée dans le sud de l'Aragonie, qui doit y être très rare, car on en trouve à peine quelques courtes descriptions déjà anciennes et les auteurs modernes n'en font plus mention; c'est une espèce rampante à feuilles groupées en rosette, à tiges courtes et ramifiées, à fleurs très petites, analogues à celles de la Bourse à pasteur, mais donnant des fruits arrondis pyriformes (fig. 13, p. 101, *c*) couronnés par un style ayant le tiers de la longueur de la capsule. Malgré son développement à l'état sauvage et ses traits de ressemblance avec la Bourse à pasteur, les auteurs qui ont étudié cette forme n'ont

pas hésité à la placer dans le genre *Camelina* à cause de la forme arrondie des ovaires et des fruits. Mais, dans ce cas particulier, les règles de la séparation des genres, établies par Tournefort vers 1700 et vérifiées depuis pour la grande majorité des cas par Linné, Bernard et Antoine de Jussieu, Gärtner, Lamarck et bien d'autres botanistes éminents, paraissent avoir été mises en défaut ; il semble qu'il faille rattacher *Camelina microcarpa* au genre *Capsella.*

D'après M. Noll, cette même forme fut trouvée en 1882 par Melsheimer, dans un champ du Dattenberger Flur où elle était représentée par des centaines d'individus, et aussi en 1884, sur une hauteur des environs de Linz, en Autriche. Les échantillons récoltés par Melsheimer furent placés dans l'herbier de Petry avec la diagnose *Capsella bursa-pastoris forma capsulis ovatis*, et ces plantes en herbier ont été examinées par M. Noll en 1907; bien que leurs capsules soient nettement ovales, ce botaniste les considère plutôt comme des fruits avortés ou mal conformés de la *Capsella bursa-pastoris* que comme des représentants d'une espèce fertile; cependant la forme du fruit étant esquissée de très bonne heure dans les fleurs de la Bourse à pasteur, il croit que ces échantillons possédaient quelques-uns des traits d'organisation propres à l'espèce nouvelle *Capsella Heegeri* dont il va être question et il propose de les désigner, dans une classification des formes du genre *Capsella*, par le nom spécifique de *C. pseudo-Heegeri.*

Gelmi, dont nous connaissons déjà les travaux sur la Bourse à pasteur, trouva cette même forme à fruits ovales et pyriformes en 1898 dans les champs appelés « Alle Ghiaje », de la banlieue de Trente. Cette trouvaille ne fut point le résultat d'un hasard; vingt ans plus tôt, le même naturaliste avait découvert à la même place la forme *Capsella drabiformis*, à silicules allongées et cylindriques (fig. 13, *d*) propres à cer-

taines espèces de Cresson, et il examinait évidemment avec soin les Capselles de cette station chaque fois qu'il avait l'occasion de la visiter.

Dans tous les cas qui viennent d'être décrits, on n'a pas fait l'épreuve de l'hérédité des caractères anormaux; les auteurs ont classé dans la liste des monstruosités ces formes dont ils n'étudièrent que superficiellement les caractères morphologiques. Melsheimer seul admet que les plantes trouvées par lui doivent être des hybrides, ceci sans doute à cause de la stérilité plus ou moins complète des fruits. Nous avons vu que la même explication était donnée à propos du *Capsella gracilis* de Grenier; mais quels sont les parents de ces hybrides? La Bourse à pasteur sans doute, mais combinée avec quelle autre espèce de Crucifères? Il est temps de montrer les difficultés que soulève une semblable interprétation.

La Bourse à pasteur est normalement autofécondée et les hybridations artificielles qu'on peut essayer de réaliser avec elle sont très difficiles. Il faut castrer les fleurs de très bonne heure alors que les étamines sont à peine formées; les anthères encore verdâtres sont portées sur des filets très courts, presque nuls pour les deux étamines tardives du verticille externe; pour réussir à les enlever sans les écraser et sans en disperser le pollen, l'aide d'une forte loupe ou d'un microscope binoculaire grossissant de quatre à dix fois est absolument nécessaire. Chaque grappe de fleurs, portant de vingt à trente boutons, doit subir une préparation, une taille préalable qui a pour objet de réduire le nombre des fleurs à quatre au plus; on ne conserve par cette taille que les boutons sphériques dont les sépales verts, à bords rougeâtres, sont encore étroitement accolés les uns aux autres. Dès que ces boutons se sont un peu allongés et ont pris une forme ovale, les

pétales blancs apparaissent par les fentes laissées entre les sépales, et les stigmates peuvent déjà recevoir le pollen que les étamines à longs filets des mêmes fleurs y déposent à la moindre pression. Au moment où la fleur s'épanouit, les anthères des quatre étamines longues sont vides; seules les deux étamines courtes du verticille externe renferment encore du pollen, mais la fécondation est déjà faite, puisque les ovaires des fleurs castrées à cette époque donnent des capsules remplies de graines.

Il y a cependant quelques rares circonstances qui rendent possible la fécondation croisée. A certaines époques de l'année, surtout au printemps et à l'automne, les fleurs inférieures de la grande majorité des grappes de la Bourse à pasteur sont stériles; l'examen microscopique de ces fleurs montre que les ovaires sont normaux et pourraient être fécondés, mais que les étamines ne renferment pas de pollen. Il est évident que ces boutons physiologiquement femelles et qui croissent lentement, pourraient, s'ils s'ouvraient, se prêter à une fécondation croisée fréquente; c'est sans doute ce qui s'est produit en Amérique entre les formes *heteris* et *simplex* pour donner les formes stables désignées par M. Shull, sous les noms *tenuis* et *rhomboïdea;* mais nous avons vu que ces croisements entre variétés sont rares, même dans les régions où ces deux espèces vivent en mélange.

Le début du printemps correspond à l'épanouissement des fleurs de l'Erophyle printanière (*Draba verna*) qui se développe un peu partout dans les terrains sablonneux à côté de la Bourse à pasteur. A priori, il n'y a aucune impossibilité à ce que la forme *Capsella rabiformis* observée par Gelmi auprès de Trente soit n hybride entre ces deux espèces, mais le fait n'est as démontré. On peut même douter que des expé-iences ayant cet objet, et qui restent encore à faire,

donnent des résultats appréciables; si le pollen du *Draba verna* est capable de féconder les ovaires de la Bourse à pasteur, étant donnée la fréquence des fécondations illégitimes qui peuvent se réaliser dans ces conditions au printemps, il est bien étonnant qu'on ait une seule fois signalé un hybride probable.

Les chances de croisement entre la Bourse à pasteur et la Cameline sont beaucoup plus restreintes. La Cameline est une plante annuelle, souvent cultivée, à végétation assez rapide et qui résiste mal aux froids de l'hiver dans nos régions; elle donne des fleurs depuis le mois de mai jusqu'au mois de septembre, selon la date des semailles, mais c'est précisément à cette époque que les fleurs de la Capselle, pourvues d'étamines fertiles, ont les plus grandes chances d'être autofécondées. La rapide transformation des fleurs en fruits est évidemment défavorable à la fécondation croisée et, comme les fleurs de la Cameline sont, sans doute à cause de leur odeur très accusée, beaucoup moins visitées par les insectes, que les fleurs de la Bourse à pasteur elle-même, il y a d'autant plus de chances pour que la fécondation entre ces genres différents ne puisse se produire. J'ai fait durant l'été dernier de nombreux essais de croisements réciproques entre la Cameline cultivée (*Camelina sativa*) et des Capselles de diverses espèces; dans aucun cas, je n'ai réussi à faire nouer les fruits des fleurs castrées de l'un ou l'autre genre; or, la production d'une graine hybride est plus compliquée encore.

Les beaux travaux de Naudin sur l'hybridation des Courges ont établi qu'il n'y avait pas de production de graines hybrides entre la plupart des espèces de Cucurbitacées, en apparence très voisines, même lorsque le pollen d'une espèce fait nouer les ovaires de l'autre espèce; les Citrouilles et les Potirons (*Cucurbita pepo*) ne se croisent pas avec les Concombres et

les Melons (*Cucumis sativus*, *C. Melo*, etc.), mais le pollen de l'un ou de l'autre genre suffit à provoquer le grossissement des fruits de toutes leurs espèces. Autrement dit, la production d'une graine de Courge et de toute graine se compose de deux phénomènes. Tout d'abord le pollen irrite l'ovaire en formation et détermine la croissance des parois du fruit et de la pulpe ; c'est la fausse fécondation qui, lorsqu'elle existe seule, fournit des fruits sans graines et à laquelle le botaniste belge M. Massart a réservé le nom de pollination. En plus de l'excitation qui détermine l'accroissement de l'ovaire, il y a ensuite ou en même temps une véritable fécondation, c'est-à-dire une fusion des éléments cellulaires du pollen et de l'ovule, des noyaux mâles et femelles qui produisent un œuf, origine de l'individu hybride. Dans le croisement de nombreux genres de Cucurbitacées entre eux, il y a presque toujours pollination, jamais de véritable fécondation.

Or, dans mes essais de croisements réciproques entre la Cameline et la Bourse à pasteur, je n'ai jamais constaté même le gonflement de l'ovaire de l'un ou l'autre genre, et c'est pourquoi je doute de la possibilité de la production d'un hybride entre ces deux genres, car la fécondation proprement dite suppose toujours la pollination possible et fréquente.

Pourtant, l'hybridation entre la Cameline et la Bourse à pasteur fut la première hypothèse proposée pour expliquer l'origine de l'espèce nouvelle *Capsella Heegeri*, découverte quelques années avant la publication des travaux de M. Hugo de Vries sur la mutation des espèces. En 1897, M. le professeur Heeger trouva sur la place du marché de Landau, en Allemagne, quelques plantes de la famille des Crucifères, qu'il ne réussit pas à déterminer; il récolta plusieurs nouveaux échantillons du même type l'année sui-

vante, mais la place fut recouverte de cailloux en 1898 et la station de cette espèce fut détruite; en définitive on ne put observer la descendance que d'une ou de deux plantes.

Un échantillon desséché et quelques graines furent communiqués en 1898 à M. le comte de Solms-Laubach, professeur de botanique à l'Université de Strasbourg. L'aspect de la plante et la forme des fruits l'entraînèrent d'abord à considérer l'individu qu'on lui présentait comme un hybride entre la Cameline et la Bourse à pasteur, mais les résultats du semis des graines lui donnèrent une autre opinion. Dans le mémoire que M. Solms-Laubach publia en 1900 sur cette forme, il conclut, après avoir exposé les diverses hypothèses suggérées par l'étude de cas analogues, que c'est une espèce monstrueuse, qui s'est formée récemment à Landau; qu'elle doit être regardée comme une Bourse à pasteur anormale, absolument stable dans les semis, à laquelle il donne le nom de *Capsella Heegeri* en l'honneur du botaniste qui la récolta pour la première fois. « Les beaux travaux de Godron et de M. de Vries, ajoute-t-il, nous ont déjà fait connaître un certain nombre de plantes pour lesquelles une anomalie apparue brusquement se transmet héréditairement et, après une sélection intelligente, aboutit à une grande constance. Godron l'a prouvé pour *Ranunculus arvensis* f. *inermis*, *Datura Tatula* f. *inermis* et d'autres espèces, et M. de Vries a trouvé dans ses cultures de fascies une hérédité partielle, quoique oscillante, pouvant atteindre jusqu'à 40 p. 100 des descendants. » M. Solms-Laubach donnait, sans s'en douter, un exemple nouveau et très concluant en faveur de la théorie de la mutation que M. de Vries allait justement faire connaître[1].

1. Le mémoire de Solms-Laubach parut le 1er octobre 1900 et, à cette époque, les deux premiers fascicules du tome I de la *Mutationstheorie* venaient d'être publiés.

Il importe donc de préciser les circonstances qui ont accompagné la découverte de cette espèce nouvelle qui s'est maintenue depuis 1898, sans aucune variation, même faible. M. Heeger observa pour la première fois quelques Capselles à fruits de Cameline durant l'été de 1897, sur la place du marché de Landau, chef-lieu du Palatinat bavarois; elles se trouvaient au milieu de plusieurs Bourses à pasteur normales et avaient déjà perdu une certaine quantité de leurs graines qui reproduisirent en 1898 quelques plantes offrant les mêmes particularités. La différence la plus importante que ces plantes présentaient avec la Bourse à pasteur ordinaire portait sur les fruits (fig. 14, H) qui étaient ovales-sphériques au lieu d'être plats et à contours triangulaires; leurs valves s'ouvraient avec difficulté et leurs parois, épaisses, étaient légèrement charnues au lieu d'être minces et membraneuses; la consistance des carpelles desséchés rappelait assez exactement celle des fruits de la Bourse à pasteur légèrement atteinte par le *Cystopus candidus*, mais la régularité de la forme des fruits, et surtout la production de graines fertiles devaient écarter l'hypothèse d'une simple modification due à la présence d'un parasite.

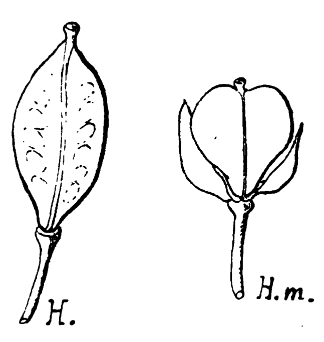


Fig. 14.

M. Heeger, dans son propre jardin, puis M. Solms-Laubach, au Jardin botanique de Strasbourg, firent des semis de ces graines qui germèrent sans plus de difficultés que les graines récoltées sur les Bourses à pasteur ordinaire. Les plantes qu'elles fournirent

furent, dans l'ensemble, plus vigoureuses que les Bourses à pasteur croissant dans le voisinage, mais on sait que des différences analogues peuvent résulter de la seule culture en terrines de semis et qu'elles sont encore favorisées davantage par le repiquage. En dehors de la forme des fruits, d'autres caractères auraient pu faire mettre à part cette forme au titre d'espèce élémentaire, à savoir la distribution assez compacte des fleurs en grappes et surtout la grande ouverture des angles que forment les pédoncules floraux avec l'axe de la grappe. Par ce dernier caractère, *Capsella Heegeri* se rapproche davantage de *C. rubella* que de *C. bursa-pastoris*. Il en est de même pour les feuilles qui doivent, d'après M. Shull, être rattachées au type *C. bp. heteris* à cause de la profondeur des échancrures qui divisent les feuilles de la rosette en lobes bien distincts sur lesquels on peut reconnaître le second lobe caractéristique des lignées de ce type. Enfin, en cultivant côte à côte *Capsella Heegeri* et *Capsella grandiflora*, j'ai pu constater, en 1908, que les cotylédons de la première espèce sont plus étroits que ceux de la seconde.

Si l'on suivait strictement les règles adoptées pour la nomenclature et la classification des Crucifères, la plante nouvelle et ses descendants devraient constituer un genre nouveau puisque, dans cette famille, la forme du fruit est utilisée pour distinguer les genres; il existe autant de différences entre les fruits de *C. Heegeri* et de *C. bursa-pastoris* qu'on en trouve entre les *Alyssum* et les *Iberis*. L'*Alyssum calycinum*, à fleurs jaunes, est cultivée sous le nom de Corbeille d'or des jardins; l'*Iberis amara*, à fleurs blanches, est par analogie désignée par les jardiniers sous le nom de Corbeille d'argent; ces deux espèces ont le même port, les mêmes exigences et sont d'ailleurs cultivées côte à côte dans les parterres; les fruits de la première espèce sont sphériques, ceux de la seconde

ont un contour circulaire, mais ils sont plats avec une échancrure au point d'insertion du style; les seules différences de la forme des fruits ont en somme déterminé la répartition de ces deux plantes en deux genres différents, malgré leurs grandes analogies. On était en droit d'adopter la même règle pour différencier *Capsella Heegeri* de la Bourse à pasteur.

M. Solms-Laubach a préféré donner à la nouvelle espèce le nom de genre *Capsella* à cause de son origine; il n'est pas douteux, en effet, que cette espèce ne dérive d'une Bourse à pasteur et que la métamorphose, la mutation, se soit produite récemment. Les Bourses à pasteur sont des plantes trop connues des botanistes et même des étudiants pour qu'une espèce aussi distincte des autres formes voisines ait pu rester longtemps inaperçue; on n'a pas récolté de graines de la Bourse à pasteur du marché de Landau à cause de la destruction de la station, et on ne peut pour cela espérer assister un jour, dans des semis expérimentaux, à la transmutation du type *C. bursa-pastoris* en un type *C. Heegeri*; mais on possède deux preuves convaincantes de la parenté de ces deux espèces.

Les plantes anormales furent trouvées par Heeger au milieu de plusieurs Bourses à pasteur dont elles avaient la taille, le port et les feuilles. De plus, en 1898, M. Solms-Laubach put noter sur des individus qu'il cultiva à Strasbourg quelques fruits ayant la forme de ceux de la Bourse à pasteur (fig. 14, H. *m.*); ces fruits provenaient des fleurs les plus petites, attaquées par *Cystopus candidus;* d'ailleurs ils ne mûrirent pas leurs graines. Le retour atavique, qu'on peut attribuer à une nutrition locale défavorable, ne fut noté qu'une seule fois; M. Heeger ne l'a jamais observé et M. Solms-Laubach ne l'a vu que sur une plante qui avait tous les caractères de l'espèce *Heegeri* sauf en ce qui concerne quelques fruits aberrants. Depuis, beaucoup de botanistes ont observé avec soin cette espèce

sans trouver trace de ces fruits. M. de Vries a essayé de provoquer le retour en soumettant des individus de cette espèce à des fumures variées, abondantes ou faibles, en les taillant à plusieurs reprises afin de faire développer des rejets de plus en plus grêles; il n'a, dans aucun cas, réussi à modifier les caractères du fruit. Depuis douze années, *Capsella Heegeri* est complètement stable et n'a montré qu'un seul cas de retour à la Bourse à pasteur, quoiqu'on puisse évaluer à plusieurs milliers les descendants qu'on en a observés, tant dans les jardins botaniques que dans les collections de plantes soumises à des expériences.

Une autre preuve de l'affinité de cette espèce avec la Bourse à pasteur a été fournie récemment par M. Shull, qui l'a croisée avec succès avec plusieurs espèces élémentaires de *Capsella bursa-pastoris*.

Même avec la forme *C. bp. simplex* qui en est la plus éloignée, puisque les feuilles de *C. Heegeri* sont du type *heteris*, la fécondité de l'hybride est parfaite et la disjonction des caractères suit la règle de Mendel pour ce qui concerne la transmission héréditaire de la forme des feuilles. De même que pour le croisement des espèces élémentaires *heteris* et *simplex*, c'est la forme de feuille *rhomboïdea* qui domine dans la première génération de l'hybride *C. bp. simplex* × *C. Heegeri*; on obtient, par la disjonction en seconde génération, les quatre formes *heteris*, *tenuis*, *rhomboïdea* et *simplex*. Comme le caractère de la capsule est absolument indépendant de celui de la forme des feuilles, à la deuxième génération, il doit résulter de ces croisements quatre espèces élémentaires stables à caractères de *C. Heegeri*, c'est-à-dire à fruits de Cameline, mais distinctes d'après les caractères des feuilles. M. Shull les a obtenues et leur a donné les noms *C. Heegeri heteris*, *C. Heegeri tenuis*, *C. Heegeri rhomboïdea*, *C. Heegeri simplex*.

Dans les mêmes hybridations, la disjonction du couple de caractères relatifs à la forme des fruits ne suit pas strictement la règle de Mendel, ce qui confirme l'opinion de M. Solms-Laubach sur la valeur systématique de cette espèce dont quelques auteurs ont voulu faire une simple variété. Dans aucun cas, M. Shull n'obtint de fruit intermédiaire, et, à la première génération, ce fut le fruit de la Bourse à pasteur qui domina. A la seconde génération, il devait trouver une forme *Heegeri* pour quatre descendants; sur 2.540 plantes examinées par M. Shull, 111 seulement eurent des capsules du type *Heegeri*, soit la proportion de 1/23, au lieu de 1/4 que faisait prévoir la loi de Mendel; les formes croisées ne sont donc pas de simples variétés d'une même espèce[1].

En résumé, il est apparu depuis moins de vingt ans, sur la place de Landau, en Allemagne, une plante qui mérite le nom d'espèce nouvelle et qu'on a appelée *Capsella Heegeri*; par la forme de ses fruits et de ses grappes de fleurs, elle diffère de la Bourse à pasteur commune dans cette région, mais elle en dérive certainement comme le prouvent les caractères ataviques présentés par un seul individu et la facilité des croisements avec cette espèce. On ne sait comment s'est produite la métamorphose; ce n'en est pas moins un exemple très net de la formation, par variation brusque, d'une espèce sauvage nouvelle.

1. Dans un travail qui a porté sur plusieurs centaines de lignées distinctes et qui fut poursuivi pendant cinq années avec un matériel de plantes d'Orges étudié au seul point de vue de l'hérédité, j'ai été amené à montrer (1909) que les pourcentages de la disjonction des hybrides s'écartent de ceux prévus par la loi de Mendel d'autant plus que les espèces croisées sont plus distinctes ; la même explication peut être donnée pour les résultats obtenus par Shull avec ses hybrides de Bourse à pasteur et de *Capsella Heegeri*. — Blaringhem. Les hybrides d'Orges et la loi de Mendel. *C. R. Ac. des Sc.*, Paris, 1909.

Sans doute, c'est par hasard que cette espèce a été reconnue peu de temps après sa naissance, puis multipliée et propagée; elle disparaîtrait bientôt si l'attention n'avait été attirée sur elle. Mais n'en fut-il pas de même pour des milliers de formes affines de Violettes, de Pavots, de Paturins et de Trèfles qu'on trouve actuellement dans la nature se propageant lentement, luttant entre elles pour la place? La mutation qui a donné naissance à *Capsella Heegeri* est un exemple précis du mode de production d'espèces élémentaires à l'état sauvage et il faut avouer que le nombre des chances pour que l'homme assiste à de semblables métamorphoses est très faible; on ne peut s'étonner qu'après moins de cinquante années d'observations conscientes on n'ait trouvé que des cas de transformation de plantes cultivées, et seulement pour des caractères très saillants, tels que des changements dans la couleur des fleurs, dans la forme du feuillage ou des fleurs, dans les ornements des branches et des fruits, variations qui, nous l'avons vu, fournissent seulement des variétés régressives.

Pourtant, un de mes amis vient de découvrir une nouvelle mutation de la même Bourse à pasteur dont l'histoire paraît plus surprenante encore que celle de la Capselle à fruits de Cameline.

CHAPITRE IX

Une nouvelle mutation de la Bourse à pasteur "Capsella Viguieri" (Blaringhem).

Découverte à Izeste d'une Bourse à pasteur portant des fruits à quatre valves. — Raisons qui pouvaient faire prévoir la transmission héréditaire de l'anomalie : régularité du caractère anormal, affectant toutes les fleurs, et consistant en le doublement du nombre des pièces de l'ovaire. — Régularité de la transmission du caractère nouveau; statistiques comparées avec le Fusain dont les fruits ont normalement quatre valves. — Etude de quelques genres de Crucifères à fruits s'ouvrant par quatre valves ; le genre *Tetrapoma* dérive du genre *Nasturtium* (Cresson) ; le genre *Holargidium*, issu de *Draba alpina*, n'est connu qu'en herbier. — Polyphyllétisme des Crucifères dont les fruits ont quatre valves ; importance de cette découverte au point de vue de l'Évolution.

Dix ans après la découverte de *Capsella Heegeri*, il m'était donné d'étudier le premier exemplaire observé d'une espèce nouvelle, dérivée elle aussi de la Bourse à pasteur et à laquelle j'ai donné le nom de *Capsella Viguieri*, en l'honneur de celui qui l'a récoltée.

M. Paul Viguier, agrégé préparateur de chimie à l'Ecole normale supérieure de Paris, est à la fois un alpiniste audacieux et un botaniste distingué. De ses excursions à travers les Pyrénées, il a souvent rapporté des échantillons de plantes rares et des anomalies intéressantes; celle qu'il me présenta à son retour d'un voyage aux environs de Pau, durant les vacances de Pâques de 1908, me produisit une émotion étrange; en la voyant, je n'ai pu douter un instant que j'allais

pouvoir suivre la fixation et la propagation d'une nouvelle espèce végétale née à l'état sauvage.

C'était une plante grêle, de vingt centimètres de hauteur, composée d'une rosette de feuilles à demi desséchées et jaunâtres, à peine dentées, ressemblant par tous leurs caractères aux feuilles de la *Capsella bursa pastoris gallica* décrite par Almsquist : la tige unique et peu ramifiée se terminait par une grappe dont quelques fruits desséchés étaient réduits, après la chute des valves (fig. 16), au cadre lignifié (fig. 15, V)

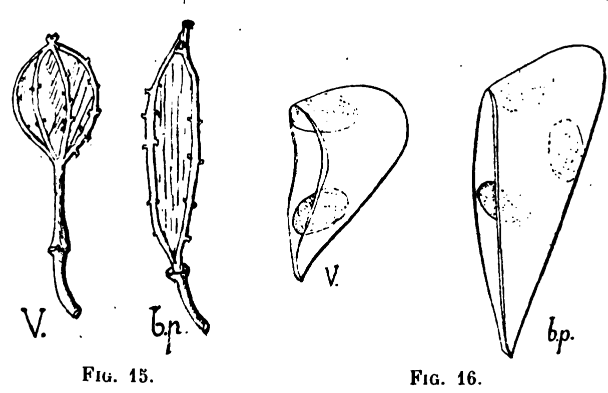


Fig. 15. Fig. 16.

à quatre arêtes très différent de celui de la Bourse à pasteur ordinaire (fig. 15, *b. p.*) ; d'autres fruits, encore verts, n'ont pas tardé à mûrir leurs graines et le sommet de la grappe était couvert de petits boutons rougeâtres très serrés. Les fleurs, la tige, les feuilles appartenaient, à n'en pas douter, à une Bourse à pasteur, mais tous les fruits formés présentaient quatre valves, et, dans les jeunes fleurs entr'ouvertes, on distinguait les quatre bourrelets de l'ovaire qui leur donnaient naissance (fig. 17).

M. Viguier avait eu la précaution de récolter la plante avec ses racines et la motte de terre qui les

entourait; il l'avait transplantée de la station d'Izeste (Basses-Pyrénées), où il la trouva, dans le jardin de ses parents à Pau, puis dans le jardin du Laboratoire de botanique de l'École normale. Grâce à ses soins, la petite plante avait pu supporter deux repiquages en huit jours sans périr. Dans le jardin de l'Ecole normale, elle fut mise en pot, protégée contre la voracité des limaces, arrosée copieusement et placée sous cloche; elle fut visitée plusieurs fois par jour et j'en récoltai les graines au fur et à mesure de la maturité des fruits qui se trahissait par la coloration jaune des valves. Dans la crainte de perdre quelques graines, qui sont à peine visibles à l'œil nu, je ne laissai pas les fruits se dessécher, et j'ai eu plus tard en les semant quelques craintes au sujet de leur maturité; la plante d'Izeste me donna en tout 122 graines correspondant aux 14 fruits qui mûrirent à Paris.

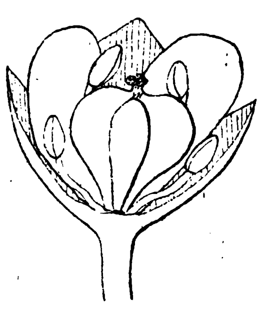


Fig. 17.

Dès qu'on me l'eut présentée, je lui ai donné le nom de *Capsella Viguieri* et désormais je la désignerai ainsi. J'avais présente à l'esprit l'histoire de la Capselle du marché de Landau et voulais profiter des expériences de M. Solms-Laubach. Pour moi, la transmission héréditaire du caractère anormal des fruits ne faisait aucun doute, mais pour que les preuves de la mutation fussent complètes, il fallait d'abord suivre la descendance de la plante sur le plus grand nombre possible d'individus, puis chercher les causes de la variation soit sur la plante elle-même, soit sur les plantes de l'espèce souche vivant dans le voisinage de la Capselle à quatre valves d'Izeste. Ce fut, nous

le verrons plus loin, une grave faute de ne point récolter quelques plantes de la Bourse à pasteur type du marché de Landau avec lesquelles vivait la première *Capsella Heegeri* observée; j'ai pu l'éviter pour la mutation nouvelle.

L'importance de cette découverte me parut si grande que je proposai, dès le premier jour, à M. Viguier de l'accompagner à Izeste pour étudier la station où la plante fut récoltée. Mon enthousiasme ne parvint pas à le décider à faire ce voyage; il m'assura qu'il avait examiné consciencieusement les Bourses à pasteur de cette station, que le seul exemplaire anormal était celui qu'il avait apporté à Paris. D'ailleurs, les renseignements qu'il me donna sur les circonstances qui avaient provoqué cette trouvaille me firent admettre le peu d'utilité de ce long voyage. M. Viguier était accompagné d'un de ses amis, M. Donnay, professeur au lycée de Pau, lorsqu'il trouva la Capselle à quatre valves à trente mètres environ de la gare d'Izeste, le long de la voie ferrée; le temps ne leur fit point défaut pour étudier cette localité avec soin; une seule plante avait des caractères aberrants.

J'eus recours immédiatement à l'obligeance de M. Donnay, et le priai de se rendre à cette station; je lui demandai d'y récolter le plus grand nombre de Bourses à pasteur possible et de placer chaque plante récoltée dans un sachet particulier. C'est ainsi que je pus me procurer les 32 plantes qui se sont développées en même temps et dans le voisinage immédiat du premier exemplaire observé de *Capsella Viguieri;* dès maintenant, je puis dire que je n'ai pu relever sur aucune, les anomalies de fruits ou de grappes florales qui sont si marquées sur l'espèce nouvelle; d'après leurs caractères et ceux de leur descendance, dont deux générations ont été cultivées dans les environs de Paris, elles appartenaient toutes à *Capsella bursa-pastoris rubella.*

Revenons à la plante dont est dérivée l'espèce *C. Viguieri*. Quiconque a étudié l'hérédité des anomalies connaît les difficultés que l'on rencontre dans l'appréciation exacte du degré de transmission des caractères aberrants. Des grappes fasciées de Lin, des épis ramifiés d'Orges, des pieds de Trèfle des prés portant un grand nombre de feuilles à quatre, cinq et même six folioles ne m'ont fourni aucun cas de transmission du caractère anormal; par contre, des Ravenelles et des Campanules fasciées, des grappes florales de Maïs offrant un mélange de fleurs mâles et femelles, des épis d'Orges à rachis nu sur certaines portions de leur longueur ont donné des pourcentages assez élevés de descendants offrant les mêmes anomalies, souvent même plus accentuées.

Les règles qui régissent cette transmission présentent donc un grand degré d'incertitude. On peut pourtant, avec beaucoup de vraisemblance, faire la part de deux facteurs de nature très différente qui déterminent l'aspect général de l'anomalie : 1° les tendances particulières des bourgeons ou de la plante; 2° les circonstances extérieures, comprenant en première ligne la nutrition, plus ou moins favorables à l'épanouissement des caractères anormaux. M. de Vries a étudié l'influence de la nutrition bonne ou mauvaise, des semis denses ou étalés, des semis en place ou des repiquages, par un examen très détaillé de l'aspect des capsules du Pavot polycéphale (*Papaver somniferum polycephalum*); il a établi, en outre, que, sur une même plante, les caractères anormaux sont d'autant plus accusés que les fleurs qui les offrent sont mieux placées pour recevoir une nourriture abondante.

En règle générale, les anomalies localisées, qui se traduisent par la déformation d'un ou de quelques rares bourgeons végétatifs et boutons floraux, n'offrent que peu de chances de transmission héréditaire, sur-

tout si ces bourgeons se trouvent par leur situation dans des conditions de nutrition favorables à l'accentuation du caractère anormal; les fascies des extrémités des branches, les avortements des premières et des dernières fleurs des grappes sont dans ce cas. Mais l'anomalie présentée par *Capsella Viguieri*, quoique certainement favorisée par une bonne nutrition, en était à ce point indépendante que tous les fruits visibles et tous les ovaires des fleurs épanouies présentaient le même caractère, la présence de quatre valves; la tendance nouvelle paraissait donc, dès le premier examen, indépendante en quelque sorte de la nutrition particulière des diverses fleurs.

La régularité du caractère fournit un autre argument en faveur de la probabilité de la fixité immédiate ou rapide. Un grand nombre d'anomalies résultent de l'augmentation ou de la diminution du nombre des parties; j'ai établi[1], à ce point de vue, que les fascies doivent être considérées comme un cas extrême de condensation des grappes, c'est-à-dire de l'augmentation en nombre des bourgeons feuillés ou des bourgeons floraux, accompagnée du raccourcissement plus ou moins considérable de l'axe principal; cette sorte d'indécision dans la définition du caractère, qu'on peut appeler fluctuant, retentit sur l'irrégularité de la transmission héréditaire. Rien d'analogue en ce qui concerne la plante de M. P. Viguier; on n'y trouvait point de fruits à 2, 3, 5 ou 6 valves, mais seulement des fruits à 4 valves; c'était un argument de plus pour me donner l'espoir de la transmission complète du caractère à ses descendants.

Les raisons d'ordre général qui ont entraîné ma conviction, en ce qui concerne la fixité du caractère nouveau, sont diverses. D'une part, l'augmentation du nombre des parties d'une, de deux ou de trois pièces

1. *Mutation et traumatismes*, 1907, pp. 111 et suiv.

m'aurait à peine frappé si le verticille floral qui en avait été affecté avait été le calice ou même la corolle, quoique le nombre de ces parties soit très fixe dans le groupe des Crucifères ; mais l'augmentation portait sur le nombre des pièces constituant l'ovaire et surtout, un ovaire de Crucifères, n'offrant dans presque tous les cas connus que deux valves ; ainsi la nature de l'organe modifié et son importance au point de vue de la définition botanique du groupe des plantes qui en étaient affectées constituaient des arguments importants en faveur de l'hérédité possible du caractère nouveau.

Une autre circonstance favorable et non moins frappante résultait du fait que le nombre des pièces supplémentaires n'était pas quelconque, mais exactement le double de celui qui existe dans la constitution de l'ovaire normal des Crucifères; la symétrie de la fleur, loin d'être modifiée par cette addition de parties nouvelles, était, si l'on peut dire, plus complète encore que dans les fleurs du type de l'espèce initiale. Cette question de symétrie a la plus haute importance et domine toutes les productions animales et végétales; si la symétrie n'avait pas été conservée dans les fleurs de la plante nouvelle, j'aurais eu des doutes sur la fixité du type *Capsella Viguieri*.

Enfin, le caractère nouveau affectait l'ovaire, c'est-à-dire l'organe où se différencient les ovules, où se forment les graines, la partie de la plante mère par où se fait la transmission des qualités et des caractères. Dans une discussion des causes de la production des anomalies florales héréditaires[1], j'ai eu l'occasion, dès 1902, de montrer que les anomalies végétatives entraînent à leur suite les anomalies de la fleur ; souvent celles-ci se réduisent à

1. *Mutation et traumatismes*, pp. 87-143. Voir aussi ch. XXIII, p. 297.

de simples changements de situation des parties, mais il en résulte parfois la métamorphose des pièces les plus internes, des étamines et des carpelles dont les éléments reproducteurs, pollen et ovules, subissent l'effet ; j'ai montré que les fleurs des tiges fasciées présentaient une augmentation en nombre des carpelles, et souvent la métamorphose des étamines en carpelles ; que les ovules développés dans ces conditions donnaient parfois des graines pourvues de trois cotylédons, c'est-à-dire de nouvelles anomalies.

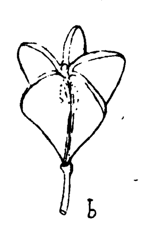


Fig. 18.

S'il est possible de suivre pas à pas l'enchaînement des anomalies et si celles-ci se transmettent jusqu'aux ovaires, elles ont les plus grandes chances de se perpétuer, de définir de nouvelles formes plus ou moins stables ; sept années d'observations et d'expériences m'avaient donc préparé à l'étude de la plante que M. Viguier récolta près de la gare d'Izeste, et à prévoir l'intérêt qu'elle offrait au point de vue de l'origine des espèces nouvelles.

Les cultures qui en sont actuellement (septembre 1910) à la cinquième génération et qui renferment plus de 1.000 individus, ont confirmé mes prévisions au delà de mon attente ; tous les descendants, sans exception, de l'unique Bourse à pasteur à quatre valves ont donné une très forte majorité de fruits à quatre valves (fig. 18, *a*) ; les déviations par lesquelles on trouve quelques rares ovaires à 3, 5 (fig. 18, *b*), 6 et 7 valves sont très rares ; les fruits à deux valves (fig. 11, p. 94, V.) ne sont pas dans le rapport de 1 à 1.000 fruits à quatre valves. Voici un exemple de

l'étude statistique dont ont été l'objet les représentants de la nouvelle espèce :

Dix plantes très vigoureuses et abondamment ramifiées de la troisième génération ont été étudiées à la maturité ; les fruits, distribués en classes selon le nombre croissant des valves, ont été répartis dans les deux séries suivantes :

Classes à	2	3	*4*	5	6	7	8 valves.
Nombre de fruits. .	3	81	*8750*	301	288	24	16

Ainsi, au point de vue de la diagnose, *Capsella Viguieri* se distingue des autres Crucifères par la présence constante d'une très grande majorité de fruits à quatre valves. Les fluctuations dans le nombre des valves ne sont pas plus accusées que celles offertes par les plantes à fruits pourvus normalement de quatre carpelles, telles que le Fusain d'Europe (*Evonymus europeus*) ; des dénombrements faits avec des fruits de cette dernière espèce récoltés sur des arbustes développés dans les haies du Plessis-Macé (Maine-et-Loire) donnent en effet les séries de chiffres suivants :

Classes à. . . .	2	3	*4*	5	6	7 valves.
Fruits	20	79	*2451*	12	3	1

On pourrait discuter ici le problème, qui m'a été proposé par M. Van Tieghem, de savoir si les quatre valves de *C. Viguieri* correspondent exactement à quatre carpelles ou si, au point de vue embryogénique, il n'y a, au moment de la formation des massifs cellulaires donnant naissance à l'ovaire, que deux bourrelets carpellaires ; dans ce dernier cas, le fruit dériverait de la fragmentation de chaque loge carpellaire en deux loges par la production d'une cloison médiane d'origine secondaire. Autrement dit, le caractère nouveau affecte-t-il si profondément la plante qu'on en trouve la trace dès les premiers stades de

la différenciation des cellules donnant naissance à la fleur, ou bien, résulte-t-il d'une modification de croissance locale et tardive des tissus qui entraîne la fausse apparence de fruits de Crucifères formés de quatre carpelles?

Dans toutes les fleurs étudiées au stade le plus jeune, j'ai toujours constaté que l'ovaire se composait de quatre bourrelets équivalents.

Ce problème a un grand intérêt au point de vue de la botanique systématique car, de la solution

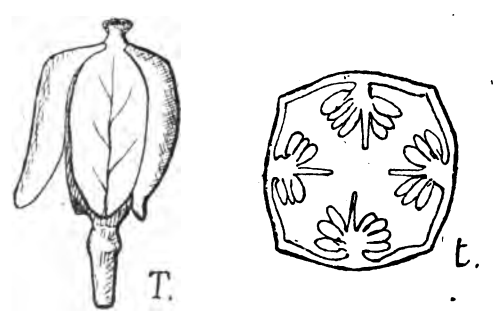


Fig. 19.

qu'on lui donnera, dépend la revision des caractères d'une des familles les plus homogènes du règne végétal, ou encore sa fragmentation en deux sous-familles, dont l'une renfermera l'immense majorité des Crucifères connues actuellement, et l'autre, quelques types seulement.

Le genre *Tetrapoma* correspond à une Crucifère dont les fruits ont quatre valves (fig. 19; T, fruit entier; *t*, section du fruit); il renferme les espèces *barbareifolium* et *globosum* trouvées la première en Daurie, l'autre sur les bords de la mer d'Ochot; l'espèce *T. pyriforme*, à fruit plus allongé, fut découverte par Seemann dans l'Alaska. Des représentants

de ce genre furent cultivés vers 1834 au jardin botanique de Berlin, et vers 1838 à Karlsruhe; toutes les descriptions le donnent comme une déviation anormale, et seulement par les caractères des fruits, du Cresson (*Nasturtium*). D'après les recherches de M. Solms-Laubach (1900), on peut établir la correspondance suivante :

Formes à deux carpelles.	Formes à quatre carpelles.
—	—
Nasturtium globosum.	*Tetrapoma globosum.*
Nasturtium hispidum.	*T. barbareifolium.*
?	*T. pyriforme = Kruhsianum;*

il en résulte que les trois espèces connues de *Tetrapoma* sont de simples espèces élémentaires, car les espèces *N. globosum* et *hispidum* sont considérées par tous les botanistes comme des formes locales du Cresson des marais (*Nasturtium palustre*).

On ne peut douter de la transmission héréditaire du caractère, puisque l'espèce *Tetrapoma barbareifolium* se propage depuis plus de soixante-dix ans dans les jardins botaniques; mais les retours à la forme à deux valves *N. hispidum* sont fréquents. La naissance de la forme *Tetrapoma* par variation de bourgeon paraît d'ailleurs avoir déjà été observée par M. Gerber qui a trouvé, sur certaines grappes de *Nasturtium palustre*, des fruits à deux valves en bas, à trois valves au milieu et à quatre valves à la partie supérieure.

L'unique espèce *H. Kusnetzowii* du genre de Crucifère *Holargidium*, de l'auteur russe Turczaninow, est beaucoup moins connue; elle fut découverte dans les régions montagneuses qui entourent le lac Baïkal et elle est considérée par la plupart des auteurs comme une monstruosité accidentelle du *Draba alpina* L. f. *hirta* dont elle diffère par la seule présence de quatre valves aux fruits (fig. 20; *a*, fruit entier; *b*, valve détachée). M. Solms-Laubach l'a décrite d'après l'exemplaire qui fut placé dans l'her-

bier du Muséum de Saint-Pétersbourg avec l'étiquette « ad ripas torrentium prope alpem Nuchu Daban legit, Kusnetzoff, 1834 »[1]. Malgré le laconisme des documents que l'on possède sur cette plante dont trois exemplaires authentiques sont connus, il ne me paraît pas douteux qu'elle aurait pu devenir le point de départ d'un genre nouveau et répandu. Tous ses fruits présentent en effet, d'après Solms-Laubach, des traces de quatre valves très régulièrement disposées en verticilles de manière à former un polyèdre allongé à quatre arêtes verticales qui, lorsque les valves sont tombées, forment une ossature sur laquelle on reconnaît les quatre placentas portant chacun deux rangées de graines. Cet aspect est identique à celui qu'offraient les fruits desséchés de l'unique exemplaire de *Capsella Viguieri* développé à Izeste.



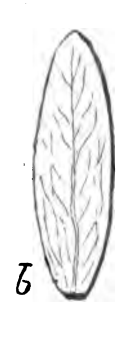


FIG. 20.

Enfin, comme Crucifères à fruits quatre valves, Alexandre Braun a signalé une variété de l'*Isatis Garcini*, forme voisine du Pastel des teinturiers, cultivée vers 1840 et distincte de l'espèce commune (*Isatis tinctoria*) par la présence constante de fruits à quatre valves. On a aussi décrit, d'après M. Penzig (1890), un Chou possédant ce caractère.

De cette rapide étude, il résulte que le caractère de fruit à quatre valves, très rare dans le règne

1. KUSNETZOFF la cueillit en 1834 sur le bord d'un torrent près des Alpes Nuchu Daban.

végétal, est apparu çà et là dans la famille des Crucifères sur des espèces différentes, en des lieux et à des époques distinctes.

Les hypothèses généralement proposées concernant l'évolution générale des végétaux, et aussi l'évolution des animaux, reposent sur la notion de descendance par voie de différenciation progressive d'une souche unique. Les vues de Lamarck, les hypothèses de Darwin, complétées par Haeckel, aboutissent à la représentation graphique du processus de l'évolution du règne végétal par un arbre pourvu d'un seul tronc dont les branches principales correspondent aux embranchements, les branches secondaires aux familles, tandis que les rameaux et les ramilles représentent les genres et les espèces.

Le principe de la subordination des caractères, établi par Bernard et Alphonse de Jussieu, dont la valeur ne saurait être mise en doute, suppose qu'il faut attribuer la première importance dans la Classification des végétaux vasculaires à la présence ou à l'absence de graines (Cryptogames et Phanérogames), aux carpelles ouverts ou fermés (Gymnospermes et Angiospermes), puis au nombre des cotylédons (Monocotylédones et Dicotylédones), puis aux pétales libres ou soudés (Dialypétales et Gamopétales). Le nombre des parties formant la fleur et, en particulier, le nombre des pièces carpellaires est considéré par eux, par Gaertner, par M. Van Tieghem, comme ayant assez d'importance pour permettre de distinguer les familles.

Or, nous venons d'étudier deux espèces très différentes, la Bourse à pasteur et le Cresson, qui ont indépendamment donné naissance à des espèces nouvelles ayant en commun des ovaires formés de quatre carpelles. Imaginons, ce qui du reste est probable, que l'Erophyle printanière (*Draba verna*), la Corbeille

d'argent (*Iberis sempervirens*), la Lunetière (*Lunaria annua* et *rediviva*), les Giroflées Violier (*Cheiranthus Cheiri*) et la Giroflée quarantaine (*Matthiola incana*) fournissent à leur tour des espèces à quatre valves, nous assisterons à la fragmentation du groupe des Crucifères en deux sous-familles dont l'une caractérisée par des fruits à quatre carpelles dérivera de l'autre, non point par le changement d'un seul type en un autre type comme le prétendent les botanistes modernes, tous monophyllétistes, mais par une série de métamorphoses partielles et parallèles.

Il suffit de poser sous cette forme le problème de l'origine des caractères distinctifs des espèces, des genres et des familles, pour être amené à rejeter, comme trop simple et peu fondée, l'hypothèse d'une évolution lente, graduée des règnes végétal et animal par la différenciation successive de quelques souches ou d'une seule souche; il vaut mieux dire que tout se passe comme si la différenciation avait eu lieu progressivement et chercher s'il n'existe pas d'autres explications plus correctes et aussi plus faciles à étudier expérimentalement.

CHAPITRE IX

Considérations sur l'origine de l'espèce nouvelle "Capsella Viguieri" (Blaringhem).

Étude des caractères des fascies sur l'Amarante crête de Coq (*Celosia cristata*) : tiges étalées en lames, couvertes de bourgeons serrés, dépourvues de ramifications et plus ou moins fragmentées en secteurs. — Embryogénie des tiges fasciées : substitution d'une crête de cellules initiales aux cellules initiales isolées des bourgeons normaux. — Explication des irrégularités des tiges fasciées et de leur transmission héréditaire; procédés adoptés pour étudier l'état de fasciation. — Applications à l'étude de *Capsella Viguieri*. — Corrélation entre l'état de fasciation, la multiplication des fleurs et le poids des graines.

Capsella Viguieri est souvent fasciée; dans ce chapitre, je vais mettre en évidence le rôle probable de l'état de fasciation dans la production de cette espèce nouvelle.

Les fascies sont généralement regardées comme des anomalies graves, dont la transmission héréditaire complète est rare ou tout au moins douteuse dans la plupart des cas; cependant, nous possédons dans les jardins des races constantes à ce point de vue qui, depuis des siècles, se propagent par semis et qui ont donné elles-mêmes naissance à des séries de variétés de coloris et de port différents, tout en conservant leur tendance à la fasciation. Une des fascies héréditaires les mieux connues est souvent décrite comme espèce sous les noms de *Celosia cristata* ou Amaranthe crête de Coq; elle est formée d'une racine

vigoureuse qui porte une tige épaisse et ronde au collet, dont l'axe se dilate au fur et à mesure de la croissance en une lame élalée, à deux faces bien accusées. On peut la comparer à un éventail à demi ouvert, car elle est assez souvent ondulée, et la portion terminale, dont la croissance est plus ou moins régulière, traduit ces inégalités de croissance par des denticulations variées rappelant celles de la crête du Coq. D'ordinaire, la lame provenant d'une seule plante est unique ; mais si, pour une raison ou pour une autre, les inégalités de croissance sont très fortes, les denticulations profondes qui en résultent peuvent donner à l'ensemble l'aspect d'un faisceau de lames plus ou moins nombreuses et plus ou moins rapprochées.

L'Amarante crête de Coq est encore connue sous le nom de Passe-velours ; la surface de sa tige aplatie est couverte d'une multitude de boutons floraux à bractées et à sépales si petits que chacun d'eux prend l'aspect d'un très court pinceau de poils ; ces boutons sont d'ailleurs serrés les uns contre les autres au point de remplir tous les interstices et l'ensemble de ces organes rougeâtres ou jaunâtres donne à la lame l'aspect et le contact du velours. L'étalement en lame des tiges et l'abondance des bourgeons végétatifs ou floraux sont deux caractères communs à toutes les fascies.

Au point de vue anatomique, les tissus des fascies offrent une répartition analogue à celles des raquettes des Figuiers de Barbarie (*Opuntia vulgaris*), c'est-à-dire une moelle centrale, aplatie, enveloppée d'une charpente de faisceaux vasculaires disposés en réseau dans le Figuier de Barbarie, en une surface conique, aplatie, évasée vers le haut, dans l'Amarante crête de Coq ; le tout est recouvert d'une écorce molle, épaisse, riche en tissus chlorophylliens et de réserves. Aux petits mamelons couverts d'épines et de spicules régulièrement distribuées à la surface des raquettes

des *Opuntia*, correspondent sur les fascies les ramifications secondaires très courtes terminées par des touffes de feuilles et de fleurs; on y trouve très rarement des rameaux proprement dits ; une sorte de compensation s'établit entre l'hypertrophie de l'axe principal et l'atrophie des ramifications de second ordre.

Les fragments et les rameaux qui s'observent sur les fascies résultent presque toujours de l'arrêt momentané ou permanent de croissance de certaines portions de la crête (fig. 21; tige fasciée de *Capsella Viguieri*, dont se détache à gauche un rameau cylindrique); il est alors facile de se rendre compte, en les examinant, que la multiplication exagérée des bourgeons est bien en relation avec le raccourcissement de l'axe qui les porte; les portions de fascies peu étalées sont portées par des axes plus allongés et leurs bourgeons foliacés et floraux, moins serrés, arrivent à leur complet épanouissement. Ainsi la fascie est plus ou moins large, l'anomalie est plus ou moins grave, suivant la plus ou moins grande fréquence des bourgeons répartis sur une longueur d'axe donnée; en comparant des portions d'axes de développement équivalent, au même stade de floraison par exemple, on peut réussir à mesurer le degré de fasciation par le rapprochement des bourgeons.

FIG. 21.

Il faut, dans cette mesure, avoir soin de comparer des fragments homogènes de tiges fasciées. On voit souvent, sur les hampes fasciées de la Jacinthe par exemple, des secteurs longitudinaux de la grappe à l'état de boutons encore verts, alors que le reste de la grappe est épanoui; on est en ce cas tenté de supposer que la grappe fasciée est formée du groupement en un faisceau unique de plusieurs axes floraux parallèles et jouissant d'une indépendance relative. Dans cette hypothèse, l'état de fasciation correspondrait assez exactement au phénomène de suture ou de greffe par approche de deux ou de plusieurs organes voisins; telle était l'opinion de Linné, qui a décrit des fascies dans sa *Philosophie botanique*, en 1751, hypothèse soutenue encore en 1869 par Masters dans son traité *Vegetable teratology*, apprécié à juste titre. Cependant, cette interprétation me paraît inexacte et je crois que toutes les critiques formulées par Moquin-Tandon dès 1841[1] contre elle subsistent avec toute leur force : *la fascie ne provient pas de la suture de bourgeons voisins, mais bien de la dissociation tardive et irrégulière d'un bourgeon terminal hypertrophié.*

Aux arguments fournis par Moquin-Tandon, on peut actuellement ajouter des preuves fournies par l'anatomie et l'embryogénie comparée des tiges normales et des tiges fasciées.

L'ensemble des cellules qui constituent une tige ou un rameau arrondi dérive, d'ordinaire, de la division de trois cellules terminales superposées de la tigelle ou du bourgeon; les divisions de l'épiderme ont lieu tout d'abord, puis celles de la cellule sous-jacente, enfin celles de la cellule initiale la plus profonde, si bien que le massif générateur de cellules prend à peu près la forme d'une pyramide à quatre

1. *Éléments de Tératologie végétale*, Paris, p. 151.

faces dont la base est l'épiderme et la pointe est dirigée vers la racine; les divisions de l'unique couche qui correspond à la base de la pyramide fournissent l'épiderme; les divisions parallèles ou perpendiculaires aux faces fournissent des groupes de cellules agencés en couches épousant la forme de l'épiderme et constituant, de l'extérieur vers l'intérieur, l'écorce, la zone des faisceaux vasculaires et la moelle. Les trois faces latérales du massif initial étant l'objet de clivages analogues, il doit en résulter un groupe-

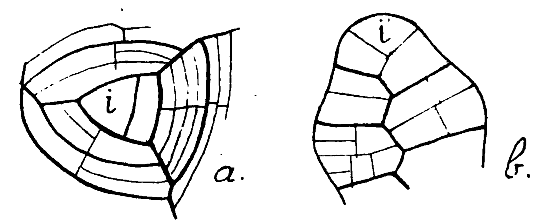


Fig. 22.

ment symétrique des tissus par rapport à un axe qui est précisément l'axe de symétrie de la pyramide initiale (fig. 22)[1].

Dans une tige fasciée, les trois cellules initiales sont remplacées par une crête de cellules initiales à section triangulaire dont la base est dirigée vers l'extérieur et la pointe vers le bas; le clivage de la base donne toujours naissance à l'épiderme, mais les clivages latéraux ont lieu suivant une crête en dos d'âne renversée; les divisions cellulaires ne sont plus symétriques par rapport à un axe; elles ont lieu seulement dans deux directions symétriques par rapport au

1. La figure 22 représente le mode de clivage des cellules d'un axe de Cryptogame vasculaire, dépourvu d'épiderme et dérivant des divisions primaires (traits forts) et secondaires (traits minces) d'une seule cellule initiale *i*; *a*, en projection horizontale; *b*, en projection verticale.

plan, ou mieux à la surface formée par les normales à l'épiderme élevées des divers points de la crête des cellules initiales. Ainsi, une tige normale ou un axe floral résultent de la croissance et de la division de cellules orientées par rapport à un axe de symétrie ; une tige et une fleur fasciées résultent de divisions cellulaires orientées par rapport à un plan de symétrie.

Il est maintenant facile d'expliquer certaines particularités des fascies, telles que les ondulations de la crête, traces de différences dans la rapidité de la croissance, ou les déchirures longitudinales et l'enroulement en crosse des lames fasciées, provoqués par des différences dans l'allongement ; ces irrégularités résultent de ce que les cellules initiales de la crête ne sont pas également favorisées dans leur nutrition et, par suite, dans leurs divisions.

Dans les tiges normales les plus régulièrement ramifiées, celles des Pins par exemple, les cellules initiales du bourgeon terminal sont les plus favorisées ; elles sont en relation directe avec les faisceaux vasculaires des racines et possèdent, sur les cellules initiales des rameaux de second ordre, une avance qui se traduit par des divisions régulières, rarement entravées, ce qui explique la forme exactement cylindrique de l'axe qui en dérive. Les rameaux latéraux, au contraire, offrent des inégalités de croissance parce qu'ils sont gênés dans leur développement par les rameaux voisins ; ils sont asymétriques, plus ou moins arqués, car les clivages de leurs cellules terminales et des cellules dérivées sont influencées inégalement selon la position de ces rameaux dans la charpente générale de l'arbre. Errera a étudié récemment (1907) la faculté que possèdent les bourgeons de nombreux Conifères de prendre une croissance symétrique après avoir été asymétriques. Si le vent brise la flèche d'un Pin, le plus vigoureux des rameaux latéraux de la couronne supérieure, jusque-là arqué et asymé

trique, prend le dessus ; il se redresse, donne en moins d'un an un bourgeon symétrique, tandis que les autres rameaux sont maintenus dans leur rôle de branches secondaires défavorisées ; en supprimant au fur et à mesure les flèches nouvelles, on met en évidence la tendance que possèdent tous les bourgeons à fournir un axe dressé.

On peut encore comparer ce phénomène de lutte pour la préséance dans le complexe de bourgeons qui constituent un arbre à celle des jeunes plantules serrées, au moment de la levée, dans la terrine à semis ; la graine qui s'est gonflée la première, parce que le hasard l'a fait tomber sur une goutte d'eau, donne une rosette de feuilles vigoureuses, étouffe souvent les plantules voisines qui ont étalé leurs cotylédons quelques jours plus tard ; mais des repiquages successifs permettent de placer chaque plantule dans des conditions identiques de croissance et de faire disparaître la plupart de ces inégalités.

Il est permis d'attribuer, à un certain point de vue, aux différentes cellules initiales d'une crête fasciée, l'individualité propre aux cellules initiales des bourgeons d'un Pin ou aux plantules d'un semis de graines d'une même espèce ; c'est pourquoi les fascies ou les fragments de fascies montrent dans leur étalement, dans leur croissance en longueur, dans leur torsion et leur enroulement, enfin dans leur dissociation, des caractères si divers qu'on ne peut les décrire et les classer sans donner une histoire détaillée de chacune de leurs parties.

Les branches de Lilas ont leurs feuilles opposées quelle que soit leur situation sur l'arbuste ; les feuilles du Blé sont toujours alternes ; par contre, la répartition des feuilles et des bourgeons à la surface d'une fascie n'est soumise à aucune règle. A. de Candolle a désigné ces feuilles par le nom de *feuilles éparses*,

pour insister sur ce caractère. D'autre part, il n'est pas étonnant que le développement de la fascie soit très influencé par le milieu ambiant et, en particulier, par la nutrition; de cette nutrition dépend le nombre des cellules qui réussiront à croître côte à côte pour former une crête et celle-ci sera d'autant plus fragmentée que les conditions ultérieures de croissance seront moins favorables par rapport à ce qu'elles étaient au début de la croissance.

Les horticulteurs savent que les repiquages répétés sont nécessaires pour obtenir de larges fascies, tant pour le *Celosia cristata* que pour le *Sedum album cristatum*, autre variété héréditaire à hampe florale fasciée, connue depuis plusieurs siècles; les procédés de culture favorables à l'étalement des fascies sont aussi ceux qui fournissent les plus fortes inflorescences charnues de Choux-fleurs (*Brassica capitata*), les Choux les mieux pommés ou les Salades les mieux tournées ; ils ont pour résultat de faire développer une souche radiculaire abondante avant le développement de l'axe qui, dans la suite, n'aura pas à souffrir d'une alimentation insuffisante en eau et en sels.

On conçoit facilement les difficultés que présentent les épreuves relatives à la transmission héréditaire des fascies ; une longue pratique a fait connaître les meilleurs procédés de culture des plantes potagères et ces procédés varient avec les espèces et avec les races locales ; il faut de nombreux essais pour trouver les conditions favorables au développement des fascies des plantes sauvages, des Bourses à pasteur par exemple, puisque, nous l'avons vu, la culture de l'espèce sauvage non fasciée présente déjà de grandes difficultés, pour la plupart inattendues.

Les caractères visibles sur la hampe florale de la plante qui a donné naissance à *Capsella Viguieri* n'étaient pas ceux d'une plante fasciée, du moins au

premier aspect; mais cette plante fut récoltée le long de la voie ferrée et s'est développée, au mois d'avril, sous un climat très rude. Elle a certainement souffert de son transport à Pau, puis à Paris et, malgré ces circonstances qui auraient pu en déterminer la mort, elle a montré après son repiquage sous cloche, dans le jardin de l'École normale, les caractères qui accompagnent en général l'état de fascie. J'ai heureusement conservé dans l'alcool la hampe terminale de la plante, brisée accidentellement, et j'ai pu en faire une étude attentive; les déchirures qu'elle présente à son extrémité doivent être attribuées, non pas, comme je le croyais tout d'abord, aux morsures de limaces, mais aux inégalités de croissance particulières aux tiges fasciées.

Ces caractères étaient cependant si peu accusés sur la plante initiale que cette constatation fut faite seulement plus tard, après l'étude de la première génération issue de cette plante; sur les 32 *Capsella Viguieri* qui furent obtenues du semis de 60 graines, une dizaine offraient des caractères de fascie très nets, et cela, malgré des conditions de culture très défavorables au développement de cette anomalie : les semis furent faits en juillet, la levée eut lieu en octobre dans des terrines de bois disposées sur un parapet, le long d'un bassin à l'École normale; les jeunes plantules végétèrent ainsi tout l'hiver et les rosettes de feuilles, très petites, donnèrent naissance, au printemps de 1909, à des tiges courtes, rabougries, couvertes d'une cinquantaine de fruits; 10 plantes sur 32 portèrent cependant des tiges principales très nettement fasciées ayant l'aspect de petites colonnes charnues couvertes d'une houppe de fleurs et de fruits. Un nouveau semis des mêmes graines de première génération fut fait au mois de mars de 1909; il donna naissance à 23 plantes, repiquées ensuite en pots à Bellevue et placées à l'ombre d'un arbre. Toutes sans

exception donnèrent des fascies plus ou moins étalées (fig. 21, p. 135) atteignant fréquemment 50 centimètres de longueur.

Les cultures de seconde et de troisième génération, durant l'été de 1909 et au printemps de 1910, furent plus remarquables encore à ce point de vue, sans doute à cause des soins plus appropriés donnés aux plantes. Des rosettes de troisième génération, repiquées en pleine terre avant l'hiver et qui ont fleuri du mois d'avril au mois de juin de 1910, ont fourni un fourré si remarquable de tiges fasciées et de rameaux étalés qu'on avait quelques hésitations à y reconnaître une culture de Capselles.

Au point de vue des pourcentages héréditaires, il est possible d'affirmer que toutes les plantes de cette espèce, cultivées avec les soins convenables, par exemple repiquées à l'état de petite rosette dans un espace suffisamment large (20 centimètres dans tous les sens), donneront toujours plusieurs rameaux fasciés ; l'anomalie est souvent très marquée sur les tiges principales qui donnent les fascies les plus larges, mais il arrive parfois, et ceci prouve bien que les circonstances seules empêchent l'état de fasciation d'apparaître, que des plantes ayant porté une tige principale arrondie, à cause de difficultés momentanées de croissance, donnent ensuite des tiges de second et de troisième ordre très fortement fasciées.

On peut chercher à définir la tendance à la fascie avec plus de précision, en s'efforçant d'éliminer l'influence du facteur nutrition locale; ce facteur complexe modifie dans une large mesure la taille et le nombre des branches, des feuilles, des fruits de la plupart des végétaux et les variations introduites sont proportionnelles en ce sens qu'une bonne nutrition fournit des tiges longues portant un grand nombre de fruits et une mauvaise nutrition, des tiges courtes à

fruits rares. En analysant le caractère corrélatif de l'état de fasciation fourni par le rapprochement des bourgeons, j'ai montré ailleurs[1] que l'intensité de la fascie peut être évaluée par le rapprochement relatif des bourgeons sur l'axe fascié. Il suffit de compter le nombre de fleurs d'une grappe, de diviser ce nombre par la longueur de l'axe de la grappe pour obtenir un rapport, indépendant en quelque sorte de la nutrition locale; ce rapport ou compacité de la grappe mesure, dans le cas qui nous occupe, le degré de l'état de fasciation de la grappe.

Ces mesures ont été faites dans quelques cas, douteux en apparence, où l'état de fasciation n'était pas assez manifeste pour qu'on pût le reconnaître par l'étalement de l'axe qui porte les fruits (fig. 21, p. 135, rameau cylindrique). Le matériel utilisé consista en :

1° Une série de branches secondaires de *Capsella Viguieri* développées après la section des tiges principales fasciées dans un lot repiqué de la deuxième génération ;

2° Une série de tiges principales peu fasciées, obtenues dans des semis directs et très serrés de troisième génération de la même espèce.

On a comparé les résultats de ces deux séries à ceux que fournissent les grappes de Bourses à pasteur ordinaires récoltées dans le même jardin. Voici le relevé des mesures correspondantes :

Compacité des grappes.	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*
Bourse à pasteur. Bellevue.	2	6	4	18	10	7	14	11	12	7	14	3
C. Viguieri (rejets). . .	»	»	»	»	»	1	1	0	2	9	15	11
C. Viguieri peu fasciés.	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»

	22	*23*	*24*	*25*	*26*	*27*	*28*	*29*	*30*	*31*	*32*	
	1	»	»	»	»	»	»	»	»	»	»	
	20	22	6	3	1	2	2	»	»	»	»	
	3	13	5	6	15	18	20	14	3	0	1	2

Il en résulte que la compacité des grappes de

1. *Mutation et traumatismes*, p. 112.

C. Viguieri est, dans tous les cas, évaluée par un nombre double ou triple de celui qui fournit la mesure de la compacité des grappes de la Bourse à pasteur ordinaire; par ce caractère très important, la nouvelle forme peut être distinguée très facilement de l'espèce dont elle dérive.

La forte compacité des grappes florales et la fasciation des grappes, des fleurs et des fruits sont des caractères qui très souvent distinguent les espèces sauvages des espèces cultivées correspondantes. Le Maïs est un état fascié et héréditaire d'une Graminée sauvage des hauts plateaux du Mexique, *Euchlæna mexicana;* la Tomate (*Solanum Lycopersium*) à gros fruits est une variété fasciée et héréditaire de l'espèce *S. L. cerasiforme* dont les grappes de fleurs sont comparables à celles des autres *Solanum* sauvages (*S. dulcamara*, *S. nigrum*): les inflorescences fasciées des Choux-fleurs cultivés pour donner les graines de cette espèce sont beaucoup plus compactes que les inflorescences analogues de la plupart des variétés de Choux ordinaires. Les prototypes des Céréales, du Blé, de l'Orge, du Seigle ont des épis beaucoup plus grêles et à épillets moins serrés que ceux des espèces que l'homme conserve en culture. Il semble même que les changements apportés dans les pratiques agricoles et horticoles des vingt dernières années par l'emploi de fortes fumures minérales et azotées aient eu pour effet de favoriser l'extension des plantes à inflorescences fasciées, des variétés à épis compacts, au détriment des anciennes races locales à épis ou à grappes lâches et grêles.

De très longues et minutieuses études faites au Laboratoire d'Essais de semences de Svalöf (Suède) ont amené le directeur de cet établissement M. N. Hjalmar Nilsson à affirmer que les grains d'un épi, ou d'une portion d'épi, sont d'autant plus lourds

qu'ils sont plus nombreux. Les épis les plus grêles offrent deux à trois grains par épillets, les épis les plus compacts parfois sept et huit grains; le septième grain d'un épillet est d'ordinaire petit, mais, d'après M. Nilsson, le premier grain d'un épillet à sept grains est toujours plus gros et plus lourd que le premier grain d'un épillet à deux grains. Ces conclusions expliquent à la fois l'abandon des variétés à épis lâches pour les variétés à épis compacts, qu'on réussit à élever grâce à l'emploi des engrais chimiques, et la fréquence des plantes à inflorescences fasciées parmi les races de plantes cultivées.

De même, j'ai pu constater que les graines de *C. Viguieri* sont plus lourdes et plus grosses que les graines des espèces de Bourses à pasteur récoltées en diverses stations de France; les modifications de croissance qui ont fait naître les tiges fasciées ont pu avoir un retentissement analogue sur le développement des graines.

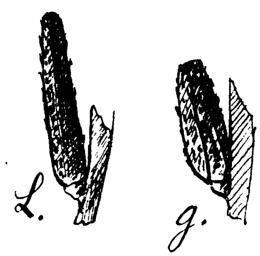


Fig. 23.

Cette corrélation entre la compacité des grappes florales, la croissance vigoureuse et le poids des graines a été aussi constatée pour une espèce nouvelle d'Œnothère née par mutation dans la descendance des *Œnothera Lamarckiana* étudiée par M. Hugo de Vries. L'*Œnothera gigas*, plus tardif, plus trapu, plus épais que l'*Œ. Lamarckiana*, en diffère aussi par ses fruits plus courts (fig. 23. *L. Lamarckiana; g, gigas*) et plus serrés, remplis de graines plus grosses. Des études cytologiques ont montré pour ce dernier cas qu'à cet ensemble de caractères correspondent des différences dans la constitution du réseau chromatique des noyaux sexuels, auquel on attribue la qualité de renfermer les éléments héré-

ditaires transmis d'une génération à l'autre. N'en serait-il point de même dans le cas de *Capsella Viguieri*? L'étude cytologique, très délicate pour cette dernière espèce, peut seule donner une réponse définitive.

Quoi qu'il en soit, je pense avoir mis en évidence dès maintenant la liaison que je crois exister entre l'état de fasciation des grappes de *Capsella Viguieri*, la compacité des grappes florales et le nombre double des valves des fruits, qui renferment des graines très grosses et très lourdes pour le genre *Capsella*.

LIVRE III

LES MUTATIONS DE L'ŒNOTHÈRE DE LAMARCK

(*Œnothera Lamarckiana* de M. DE VRIES.)

CHAPITRE XI

L'Œnothère bisannuel, l'Œnothère de Lamarck et leurs dérivés.

L'*Œnothera* bisannuel, plante américaine, et ses formes ou espèces élémentaires. — Histoire de l'Œnothère de Lamarck (*Œ. biennis grandiflora* Lamarck ou *Œ. Lamarckiana* Seringe). — Particularités de cette dernière espèce et caractères des formes dérivées dans les cultures de M. H. de Vries à Amsterdam : *Œ. gigas, lata, oblonga, rubrinervis, nanella, scintillans, brevistylis, lœvifolia.* — Tableau analytique des caractères des nouvelles formes.

Linné a groupé sous le nom d'*Œnothera biennis*, toute une série de plantes très grandes, à fleurs jaunes (fig. 24), composées de quatre sépales verts, de quatre pétales jaunes plus ou moins étalés, de huit étamines légèrement irrégulières entourant un style allongé, terminé par quatre, cinq ou six stigmates étalés en croix. Le port général de ces plantes est celui de toutes les Onagres (*Œnothera*); la tige ramifiée dès la base porte une série de branches dont la taille décroît au fur et à mesure qu'on s'éloigne du sol et

chaque branche, d'abord garnie de feuilles oblongues dentées, se termine par des épis de boutons floraux serrés (fig. 25, p. 155) qui s'épanouissent successivement, se flétrissent et donnent des fruits allongés à quatre valves épaisses. Plus vigoureux que l'Œnothère à fleurs roses ou rouges des jardins (*Œ. rubriflora*) qui est annuel, l'*Œnothera biennis* s'en distingue encore par la forme de ses fruits et par la végétation de sa rosette de feuilles qui croît lentement sur une racine charnue comparable à celle d'une petite betterave.

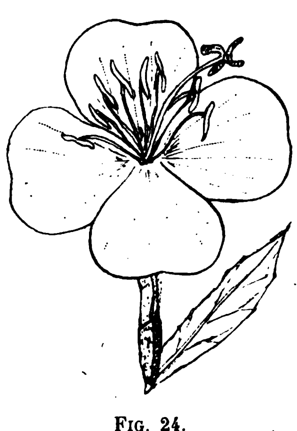


Fig. 24.

Quelques auteurs ont critiqué la dénomination d'Œnothère bisannuel, *Œ. biennis*, que Linné a donnée à ce groupe de plantes, à cause des exceptions fréquentes présentées par quelques lignées de cette espèce qui, dans certaines conditions de culture favorables à la croissance rapide, donnent des fleurs dès la première année; cette critique ne repose sur aucune raison sérieuse, et tous les botanistes savent que peu de caractères sont aussi instables que la durée de croissance des plantes. Certaines espèces cultivées, telles que les Betteraves, malgré une sélection très rigoureuse de plusieurs siècles donnent toujours un certain pourcentage, plus ou moins élevé, de plantes qui fleurissent dès l'année du semis. Ces plantes annuelles sont éliminées des lots de vente de tubercules pour la fabrication du sucre à cause de leur composition chimique défectueuse; elles ne sont guère utilisables pour la nourriture du bétail parce

que leurs tissus deviennent rapidement durs et ligneux ; dans aucun cas, on n'emploie leur semence, qui est toujours récoltée sur des plantes bisannuelles choisies parmi celles dont les tissus sont les plus charnus et, malgré cette sélection séculaire, il en réapparaît chaque année.

Il en est de même pour les Œnothères bisannuels ; il n'en existe guère de lignées qui ne puissent fournir quelques individus fleurissant dès la première année ; seulement, la plupart des graines semées en pleine terre à l'automne ou au printemps donnent des racines charnues, assez épaisses, et de larges rosettes de feuilles étalées à la surface du sol à l'automne suivant ; la seconde année, les rameaux fleurissent et se couvrent de fruits depuis le mois de juin jusqu'au début de l'hiver.

Tous les Œnothères connus sont d'origine américaine ; ce genre de plantes se développe depuis longtemps dans le Nouveau Monde, car on en trouve des représentants sous toutes les latitudes. L'Amérique du Sud paraît être le domaine d'un groupe détaché du genre *Œnothera* par A. de Candolle et désigné par le nom de sous-genre *Œnotherium* ; ses fruits à quatre angles saillants, parfois ailés et souvent sessiles en constituent le principal caractère distinctif. Dans plusieurs cas, j'ai trouvé des plantes anormales de l'*Œnothera biennis* présentant l'un ou l'autre de ces caractères, ce qui prouve les affinités de ces groupes.

Une particularité propre à toutes ces espèces est leur grande fertilité et, en même temps, la facilité avec laquelle s'étend leur domaine, même à l'état sauvage. Un fruit d'*Œnothera biennis* renferme une centaine de graines et une plante peut porter une centaine de fruits, si bien qu'un seul individu de cette espèce peut donner naissance en deux années et dans des circonstances favorables, à plusieurs milliers de plantules.

L'invasion des terrains incultes est favorisée par la maturité successive des fruits, la petite taille des graines et surtout par leur transport grâce aux oiseaux qui en sont très friands ; les landes incultes sur le pourtour des forêts, les talus des lignes de chemin de fer, les dunes de sable sont rapidement couvertes de plantes de cette espèce et même, en certaines localités qui bordent la forêt de Fontainebleau, les agriculteurs luttent avec peine contre l'invasion par cette mauvaise herbe de leurs prairies, de leurs champs, et même de leurs jardins potagers.

Comme pour toutes les espèces à grande extension, les botanistes classificateurs en ont décrit de nombreuses formes locales ou variétés, qui doivent être regardées comme de véritables espèces élémentaires. Les auteurs américains n'en ont pas encore fait une revision complète, mais dans l'*Index Kewensis*, catalogue très documenté des formes végétales décrites jusqu'à ce jour, on rattache à l'espèce *biennis* la série des types *Œ. angustifolia*, *cruciata*, *gauroïdes*, *glabra*, *grandiflora*, *hirsuta*, *Hookeri*, *Lamarckiana*, *muricata*, *odorata*, *parviflora*, *pubescens*, *suaveolens*, et leurs synonymes, trop nombreux pour qu'il soit possible d'en donner ici la description. Je me contenterai de faire, d'après M. D. T. Mac Dougal, directeur du Jardin botanique de New-York, une brève analyse des caractères de quelques espèces élémentaires sauvages d'Amérique correspondant à celles qui ont joué un rôle dans les études expérimentales de M. Hugo de Vries.

Parmi celles-ci, l'*Œ. biennis* Scop, au sens restreint, est une plante à fleurs relativement petites, à pétales de 15 millimètres de long (fig. 25, *b*), parfois moins, à fruits allongés, étroits et effilés. L'*Œ. cruciata* (fig. 25, *c*) de l'Etat de New-York comprend un groupe peu uniforme de types ayant en commun le caractère des pétales plus ou moins allongés (7 à 10^{mm}), mais

très étroits, si bien que la fleur épanouie laisse voir les sépales par les intervalles laissés libres entre les pétales; or, ces formes très répandues et très nettement distinguées dans toutes les flores ne correspondent nullement aux types portant les mêmes noms et que M. de Vries ou d'autres auteurs européens ont utilisés pour leurs études; les épreuves faites jusqu'ici paraissent prouver que ces espèces élémentaires distinctes, ce dont on peut s'assurer par leur culture pédigrée, sont susceptibles de donner après des autofécondations répétées, naissance à des formes nouvelles au même titre que l'*Œ. Lamarckiana*. La mutabilité serait un caractère propre à tout ce groupe des *Œnothera biennis* au sens large du mot.

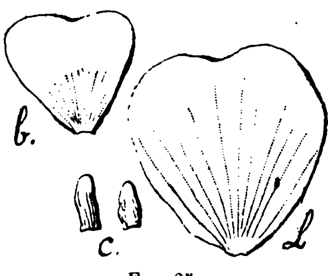


FIG. 25.

Si on limite l'examen à l'espèce *Œ. Lamarckiana* (fig. 25, *L.*), on obtient évidemment quelques documents plus précis, mais ici encore, malgré les recherches faites en beaucoup de localités américaines, on n'a pu retrouver avec certitude la station de plantes sauvages d'où proviennent celles qui furent dans le cours du siècle dernier introduites en Europe.

Les exemplaires auxquels le nom *Œ. Lamarckiana* a été donné furent trouvés par Seringe dans l'herbier du Muséum d'Histoire naturelle à Paris; ce savant en a décrit les caractères dans le *Prodrome* de A. P. de Candolle avec cette seule indication concernant la répartition géographique : « Vit en Amérique septentrionale ». L'un de ces exemplaires avait été récolté par Lamarck lui-même dans les collections du Jardin des

Plantes et classé sous le nom *Œ. grandiflora*; l'autre fut sans doute obtenu par l'abbé Pourret de la même collection, vers 1788, et désigné sous le nom *Œ. biennis.*

En Amérique, Mac Dougal[1]; en Angleterre, Ch. Bailey[2] ont cherché en vain des traces de cette espèce, même dans les herbiers; la *Flore du Nord de l'Amérique*, publiée par Barton en 1821, signale un *Œ. grandiflora* dont les caractères s'accordent assez bien avec ceux de l'*Œ. Lamarckiana* et qui serait abondante dans les cultures et aux abords des maisons, en Caroline et en Géorgie; en 1814, Pursh avait mentionné la même plante dans les bois et les champs de la Caroline. On sait enfin qu'en 1858 une maison horticole de Londres introduisit du Texas en Angleterre des graines donnant des plantes fleuries ayant les caractères de l'*Œ. Lamarckiana.* M. Bailey l'a retrouvée en abondance dans les landes sableuses de St. Anne's on-the-Sea (North Lancashire) où elle fleurit de juillet au mois de novembre et c'est aussi dans cet état subspontané, au voisinage d'Hilversum en Hollande, que M. de Vries a observé les milliers de plantes qui lui ont fourni le matériel de ses recherches; selon lui, ils proviendraient d'un parc voisin, car on ne les a point trouvés ailleurs dans le pays, et ils n'avaient pas été signalés avant l'étude qu'il en a faite.

D'après Miss Vail[2], qui a étudié simultanément les échantillons vivants qui lui ont été communiqués par M. de Vries, les échantillons de l'herbier du Muséum de Paris et les plantes des collections vivantes ou desséchées de l'Amérique du Nord, l'indécision des auteurs est si grande que la même plante a été désignée parfois sous quatre noms botaniques différents par des savants qui font d'ordinaire autorité lorsqu'il

1. Mac Dougal D. T. *Mutations in plants*. New-York, 1903.
2. *The Lamarck's Evening Primrose*. Manchester, 1907.

s'agit de déterminations exactes et précises. Une des plantes récoltées par Michaux en Amérique, conservée au Muséum de Paris, porte les étiquettes : *Œnothera grandiflora*, écrite de la main de Michaux, *Œnothera suaveolens Hort. par.* de la main de Desfontaines, et en dernier lieu, *Onagra vulgaris grandiflora* Spach, de la main de Spach. Or, le plus développé de ces échantillons est une plante entière présentant des fleurs et des fruits, sans aucune des feuilles de la rosette ; Miss Vail a cependant reconnu l'identité de cette espèce avec l'*Onagra biennis grandiflora* Aiton, récoltée à l'état sauvage en 1901 dans des montagnes de la Virginie.

Pour caractériser l'espèce *Œ. Lamarckiana* étudiée par M. de Vries, il est indispensable d'en donner une description à différents stades de croissance. Vers l'âge de deux mois, les rosettes sont étalées, légèrement poilues, composées de feuilles ovales, les plus larges ayant deux centimètres, à pointe plus ou moins arrondie, et rétrécies très brusquement en un pétiole charnu ; à cinq mois, les rosettes sont denses, à feuilles couvertes de poils fins, oblongues, les plus larges de trois centimètres, denticulées et pointues, à limbe beaucoup plus long que les pétioles.

Les plantes adultes sont très remarquables par leur grande taille qui atteint 1 mètre 50 centimètres et davantage, par leurs feuilles de rosette très nombreuses, longues de 20 à 25 centimètres, très épaisses et ondulées parce que le centre de leur limbe croît plus vite que les bords. Ce dernier caractère, joint à la couleur vert foncé des plantes, indique une vigueur de croissance peu commune, qui se traduit encore par l'abondance des rameaux, des fleurs et des fruits. La taille des fleurs diminue avec l'âge et avec la tardivité de la floraison; en moyenne, les pétales (fig. 25, *L*) ont de 4 à 5 centimètres de longueur, ce qui corres-

pond à des fleurs très grosses ayant près de 8 centimètres de diamètre; les anthères et les filets des étamines, quoique longs, n'atteignent pas le niveau des stigmates (fig. 23, p. 148) portés par des styles de 5 centimètres.

L'ensemble de ces derniers caractères, la grande taille des fleurs, l'étalement des stigmates au-dessus des anthères et la croissance luxuriante des organes distingue le groupe des *Œ. Lamarckiana* au sens large de celui des *Œ. biennis* au sens restreint. Ce dernier groupe d'espèces élémentaires, renfermant l'*Œ. biennis* commun en Europe à l'état sauvage, *Œ. muricata* et *Œ. cruciata*, beaucoup plus rares, présente un ensemble de caractères (taille faible des fleurs, égalité de longueur des étamines et du style favorisant l'autofécondation), qui ne permet pas de les confondre avec le groupe des *Œ. Lamarckiana* ou *grandiflora*, plus vigoureux, dont les étamines et les styles présentent des inégalités favorables à la fécondation croisée.

L'étude de la mutabilité a d'abord et surtout été faite avec les lignées de la dernière espèce récoltées à Hilversum par M. Hugo de Vries; mais on a fait aussi l'épreuve en diverses régions de la stabilité des lignées du même groupe systématique. M. Bailey a observé des variations analogues en partant d'Œnothères anglais, et il a assisté à la production, d'ailleurs très rare, de la forme *brevistylis*. D'autre part, M. de Vries a cultivé plusieurs lots de plantes, provenant de graines vendues pour l'ornement par la maison Vilmorin, à Paris, sous le nom d'*Œ. Lamarckiana*, et il en a obtenu des mutantes identiques à celles qu'il trouva dans les lignées d'Hilversum. La mutabilité paraît donc générale pour tout le groupe des Œnothères à grandes fleurs, et ses causes doivent, pour cette raison, remonter à une période très reculée.

Les formes nouvelles obtenues par M. de Vries, en semant des graines provenant de plantes autofécon-

dées dans son jardin expérimental à Amsterdam, et provenant de la station d'Hilversum, en Hollande, sont très nombreuses ; il me suffira de décrire ici les plus importantes et les plus fréquentes et de mettre



FIG. 26.

en relief leurs principaux caractères par des tableaux récapitulatifs.

L'une des plus remarquables est l'*Œnothera gigas* (fig. 26, à droite) à laquelle j'ai fait allusion à la fin du chapitre précédent. Quoique de même taille que l'*Œ. Lamarckiana* (fig. 26, à gauche), elle est beaucoup plus trapue ; la tige deux fois plus épaisse et les entre-nœuds beaucoup plus courts donnent aux grappes florales plus serrées un aspect très ornemental. Les pétales sont très grands et les premières fleurs épa-

nouies offrent un diamètre de dix à douze centimètres; les fruits plus courts (fig. 23, p. 145) renferment moins de graines que ceux de l'espèce, mais les graines ont un volume double. L'ensemble de ces caractères justifie bien le qualificatif de *géante* que M. de Vries lui a donné. Les caractères particuliers de la rosette, bien que très saillants à l'âge adulte, ne se remarquent pas de bonne heure dans les semis (fig. 27, *g*, rosette de *gigas ; L.* rosette de *Lamarc-*

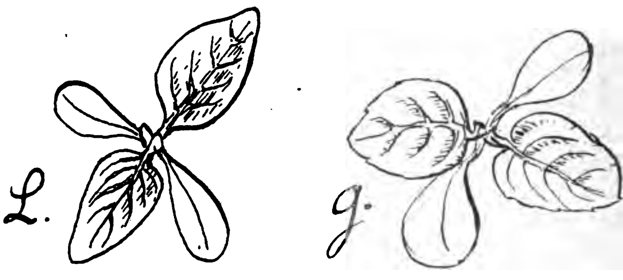


Fig. 27.

kiana), et c'est sans doute à cette circonstance qu'il faut attribuer la rareté du *gigas* parmi les mutantes.

L'*Œ. rubrinervis* doit son nom à la couleur rouge des nervures des feuilles et des fruits; les valves de ceux-ci sont marquées d'une large bande rouge médiane, faisant contraste avec les bords verts et qu'il ne faut pas confondre avec la coloration rougeâtre générale des fruits de l'*Œ. Lamarckiana*; M. de Vries a signalé d'ailleurs d'autres caractères propres à cette espèce dont le plus curieux est la fragilité excessive des rameaux et des tiges qui se brisent sans efforts, alors qu'il faut avoir recours à un instrument pour détacher les rameaux de l'*Œ. Lamarckiana ;* les feuilles plus allongées et plus grêles, d'un vert pâle, les pétales plutôt petits et d'autres caractères

distinguent cette nouvelle espèce de toutes les autres.

Œnothera oblonga et *Œ. albida* sont deux formes grêles, moins vigoureuses que le type dont elles sont issues; la première forme de petits buissons d'un vert très gai, la seconde ne porte que des feuilles étroites d'un vert pâle; leurs étamines sont grêles, mais pleines d'un pollen fertile.

Œ. lata est bien plus vigoureux; il est couvert de fleurs et de fruits; son caractère le plus remarquable consiste en la stérilité complète des étamines, dont l'aspect est normal au début de la floraison, mais qui se roulent et se dessèchent sans s'ouvrir ni donner de pollen. L'étude anatomique des tissus des anthères a montré la véritable nature du caractère nouveau; les cellules mères du pollen se différencient normalement dans les anthères et même aboutissent parfois à se diviser en tétrades. On sait que dans la grande majorité des plantes ce stade correspond à une digestion par les cellules productrices de pollen d'une ou de deux couches de cellules bourrées de réserves qu'on désigne en anatomie descriptive sous le nom d'*assises nourricières* en raison de leur destination. Par une déviation au processus le plus général et le plus constant de la formation du pollen, les cellules de l'assise nourricière interne de l'*Œ. lata* croissent au lieu de se résorber; leurs parois, en contact avec les cellules mères du pollen, se prolongent en papilles qui disloquent le massif pollinique, l'englobent et en digèrent les fragments comme le font les phagocytes dans le cas des métamorphoses animales. Aussi, l'*O. lata* ne donne de graines qu'après avoir été fécondé par le pollen de l'*Œ. Lamarckiana* ou de l'une des espèces dérivées; on n'en connaît pas de lignées pures.

Œ. brevistylis fut tout d'abord regardé par M. de Vries comme une variété monstrueuse, qu'il a longtemps cru stérile, car elle ne porte en général que

dès fruits courts et avortés. L'examen des fleurs montre que les stigmates de cette espèce sont presque sessiles et non point portés par le long style qui met les stigmates des autres espèces en contact avec les anthères pleines de pollen. Ces stigmates, cachés dans le fond de la corolle, sont rarement visités par les insectes, ce qui explique l'absence de fécondation naturelle des ovaires de cette espèce; mais la pollinisation artificielle fournit des fruits remplis de graines qui reproduisent sans exception les caractères de la plante mère, si on a soin d'utiliser son propre pollen. Fécondé par le pollen de l'*Œ. Lamarckiana*, *Œ. brevistylis* fournit une descendance composée d'*Œ. Lamarckiana* à la première génération, de 75 p. 100 de *Lamarckiana* et 25 p. 100 de *brevistylis* à la seconde génération; ces proportions correspondent à celles que permet de prévoir la loi de Mendel, ce qui a fait classer cette forme parmi les *variétés régressives* de l'espèce *Lamarckiana*.

Il en est de même des *Œ. lævifolia* et *Œ. nanella*. La première a des feuilles très étroites, des pétales ovales, non échancrés comme ceux des autres espèces, et des fleurs toujours plus pâles. La seconde variété est une des plus remarquables ; elle frappe le visiteur des cultures du Jardin botanique d'Amsterdam beaucoup plus que l'ensemble des autres types; elle est très basse, quoique ramifiée, et porte cependant des fleurs larges et des fruits remplis de graines; comme la plupart des variétés naines, elle est à la fois très précoce et très fertile, elle donne ses fleurs dès la première année, quoiqu'on puisse en obtenir par des repiquages des individus bisannuels.

On pourrait décrire ici les formes *semilata*, *leptocarpa*, *subobovata*, *sublinearis* dont M. de Vries a observé de très rares exemplaires dans ses cultures; elles se distinguent très nettement des autres types, mais leur étude ne nous fournirait aucun argument

nouveau en faveur ou contre la théorie de la mutation que nous allons discuter.

En revanche, on a espéré tirer un grand parti, pour expliquer l'apparition brusque de ces espèces, de l'inconstance des lignées d'*Œ. scintillans*, formes très fertiles, à feuilles brillantes, d'un éclat métallique, et d'*Œ. elliptica*, plus rares, à feuilles et à pétales ovales, dont les disjonctions en plusieurs types, malgré l'autofécondation répétée, paraissent ne pouvoir s'expliquer que par des hybridations, hypothèse qui sera examinée plus loin.

Tableau analytique mettant en évidence quelques caractères distinctifs des espèces nouvelles d'Œnothères issues de l'« Œ. Lamarckiana » dans les cultures de M. Hugo de Vries.

A. Inflorescences.

I. Comparables à celles de *Lamarckiana* (fig. 26, p. 155), mais plus faibles, plus lâches, fragiles.	*Œ. rubrinervis.*
A bractées étroites.	*Œ. lævifolia.*
A bractées larges.	*Œ. lata.*
A boutons floraux très courts.	*Œ. brevistylis.*
Plus compactes à boutons très gros .	*Œ. gigas.*
II. Plus petites que celles de *Lamarckiana*:	
Très ramifiées et buissonnantes. . . .	*Œ. scintillans.*
— — clairsemées	*Œ. albida* et *elliptica.*
Très élancées et grêles.	*Œ. oblonga.*
III. Tout à fait naines	*Œ. nanella.*

B. Feuilles de rosettes (fig. 28).

Sessiles, cordiformes (*n*).	*Œ. nanella.*
Pétiolées, forme *Lamarckiana* (*L*). . . .	*Œ. brevistylis.*
— plus larges, très ondulées (*g*).	*Œ. gigas.*
— — à pointe arrondie (*l*).	*Œ. lata.*
— plus étroites, brillantes (*s*) . . .	*Œ. scintillans.*
— — vertes, lisses. . .	*Œ. lævifolia.*
— — vert pâle.	*Œ. albida.*
— — nervures rouges (*r*).	*Œ. rubrinervis.*
— très étroites, nervures larges. .	*Œ. oblonga.*
— très longues, nervures étroites.	*Œ. elliptica.*
Etroites, de moins de 1 centimètre . . .	*Œ. sublinearis.*

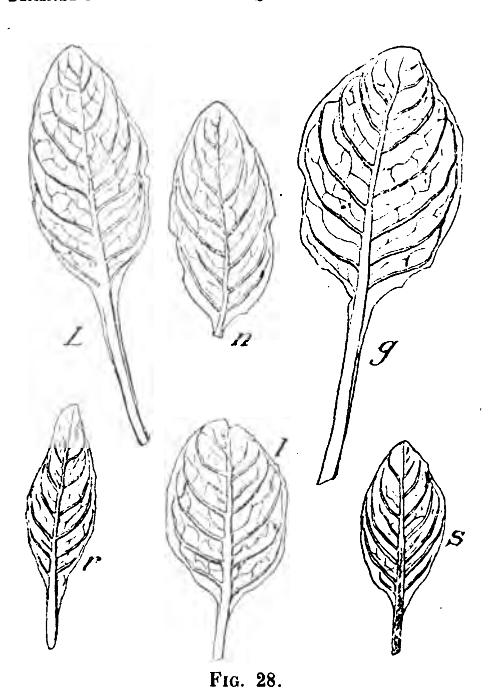


Fig. 28.

C. Fleurs, fruits et graines.

I. Type *Lamarckiana* (fig. 29, *Lm* et *r*) :
   Calice rougeâtre, fruit strié de rouge. *Œ. rubrinervis.*
   Fleurs jaune pâle, pétales ovales. . . *Œ. lœvifolia.*

II. Fruits courts :
   Fleurs larges, étamines stériles, graines petites (fig. 29, *lt*). . . . . *Œ. lata.*
   Fleurs très larges, graines très grosses (fig. 29, *g*). . . . . *Œ. gigas.*
   Fleurs à styles courts, fruits grêles. . *Œ. brevistylis.*
   Fruits très courts, épais, graines petites (fig. 29, *s*). . . . . *Œ. scintillans.*
   Fruits très courts, grêles, fleurs grandes. *Œ. oblonga.*
   Fruits assez épais, graines nombreuses et petites (fig. 29, *n*). . . . . *Œ. nanella.*

III. Fruits grêles et allongés :
Fleurs d'un jaune pâle . . . . *Œ. albida.*
— à pétales elliptiques. . . . . . *Œ. elliptica.*
— petites et grêles. . . . . *Œ. sublinearis.*

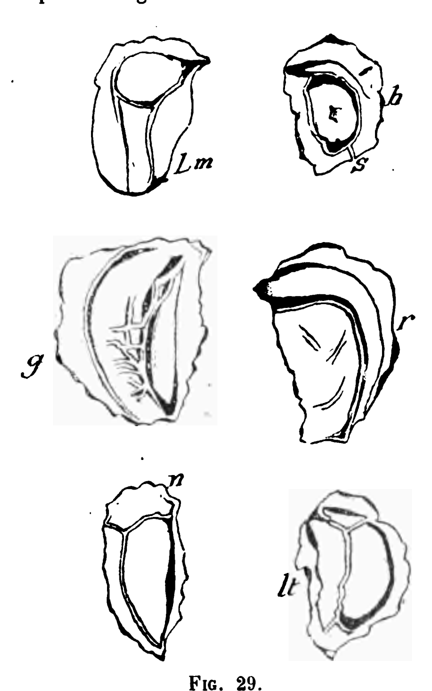


Fig. 29.

CHAPITRE XII

Cultures expérimentales de M. Hugo de Vries.

Découverte des lignées mutantes de l'*Œ. Lamarckiana* à Hilversum ; leurs caractères anormaux. — Cultures expérimentales au Jardin botanique d'Amsterdam ; découverte de types nouveaux. — Procédés de culture adoptés par M. de Vries pour obtenir des générations annuelles. — Détermination des caractères sur les jeunes plantules et sélection des mutantes. — Arbres généalogiques de quelques familles montrant la pulvérisation de l'espèce ; stabilité des lignées pures autofécondées. — Lois des mutations.

La découverte de la lignée mutante de l'*Œnothera Lamarckiana* auprès d'Hilversum ne fut pas le résultat d'essais accidentels. Depuis longtemps, M. de Vries s'efforçait de trouver des exemples favorables à l'hypothèse de la transmission héréditaire des caractères par des « unités spécifiques indépendantes », hypothèse qui fut développée avec ampleur dans l'ouvrage *Intracellulare Pangenesis* qu'il a publié en 1888[1] ; ses recherches ont abouti à la démonstration de l'hérédité partielle des anomalies, telles que les fascies et les torsions de tiges et les travaux du savant hollandais auraient été couronnés de succès, même sans la découverte de l'*Œ. Lamarckiana*, car ses cultures de lignées de la Linaire pélorée, du Trèfle à cinq folioles, du Chrysanthème des moissons à fleurs doubles, dont il sera question plus loin, montrent bien que toutes ces

1. Une traduction anglaise vient d'en être publiée par *The Open Court*, Chicago.

variations suivent les mêmes règles que les Œnothères mutants. Il n'est pas prouvé, d'ailleurs, que ce dernier exemple, choisi entre plusieurs à cause du polymorphisme extraordinaire des descendants, soit le plus favorable à la démonstration des lois de la mutation; mais M. de Vries ne pouvait s'en rendre compte avant d'en avoir étudié les caractères avec une patience remarquable et une science consommée; cet effort, qui se poursuit, a commencé il y a vingt-cinq ans.

La population d'*Œ. Lamarckiana* que M. de Vries eut l'occasion d'étudier à l'automne de 1886 sur la limite de la forêt d'Hilversum paraissait se prêter admirablement à ce genre de recherches. Les plantes se développaient à l'état spontané puisqu'elles se multipliaient et se propageaient sans soins depuis une dizaine d'années dans un champ de Pommes de terre abandonné; elles correspondaient à une espèce américaine, non signalée encore en Hollande, et devaient provenir de graines semées, pour l'ornement, dans une propriété voisine; elles présentaient des caractères monstrueux suffisamment marqués pour qu'on pût espérer en obtenir quelques races nouvelles et anormales.

Çà et là, au milieu des plantes à tiges grêles et très ramifiées, M. de Vries trouva des individus portant de larges fascies, des tiges tordues et quelques feuilles dont les bords, roulés et soudés en cornets, constituaient de belles ascidies. Au cours de ses recherches, la même année, il découvrit l'*Œ. brevistylis*. Quelques plantes presque desséchées avaient retenu son attention par le faible développement de leurs fruits dépourvus de graines; l'examen des dernières fleurs encore épanouies fournit l'explication de cette stérilité : les organes femelles paraissaient avortés. C'est pour assister à la naissance de la variété stérile et pour étudier l'hérédité des tiges fasciées que M. de Vries transporta, dès cette année, au Jardin bota-

nique d'Amsterdam, neuf rosettes très vigoureuses de l'espèce bisannuelle et plusieurs fruits dont un à cinq valves récoltés sur des axes fasciés. Les observations de l'été et de l'automne suivants (1887) permirent de découvrir de nouvelles plantes *brevistylis* et aussi la variété *lœvifolia*, différant de l'espèce surtout à l'automne, après l'épanouissement des dernières fleurs dont les pétales sont ovales.

Les premiers essais de culture faits à Amsterdam furent pénibles; malgré des recherches répétées, il fut impossible de découvrir, dans la descendance des rosettes cultivées avec soin et isolées pour la production des graines en 1887, le moindre caractère qui pût les rapprocher des *Œ. brevistylis* et *lœvifolia* : celles-ci continuaient à se propager dans la forêt d'Hilversum. La naissance de ces formes est restée mystérieuse; dans aucune culture expérimentale, on n'a pu isoler ces types dans la descendance des *Œ. Lamarckiana* provenant d'Hilversum; cependant, ils en dérivent certainement, puisqu'ils se comportent dans leurs croisements avec cette espèce comme des variétés régressives.

M. de Vries avait pu, la même année, constater la transmission complète des caractères de la forme *lœvifolia* autofécondée; il reconnut bientôt que la stérilité de l'*Œ. brevistylis* n'était pas absolue et qu'elle provenait de l'absence fréquente de pollinisation; en la pollinisant artificiellement, il obtint plusieurs centaines de graines autofécondées et put s'assurer ainsi de l'hérédité complète des variations présentées par ces types nés à l'état sauvage. Jusqu'ici, ces observations s'accordent assez bien avec ce que nous savons déjà sur l'origine des variétés régressives (Livre I).

Les cultures expérimentales de M. de Vries, à Amsterdam, n'eurent pas seulement des résultats négatifs. Dès la seconde génération (1888-89), on put obser-

ver, à côté de plusieurs milliers de rosettes identiques à celles de l'espèce introduite, de très rares rosettes, les unes à feuilles sessiles, larges, étalées, les autres à feuilles épaisses, très ondulées, qui furent isolées et cultivées avec soin. Les premières donnèrent toutes des plantes ayant les caractères de l'*Œ. nanella;* les secondes des plantes de l'espèce *Œ. lata.* Si M. de Vries ne put réussir à constater, par ses cultures expérimentales, la dérivation des formes *brevistylis* et *lœvifolia* de l'*Œ. Lamarckiana*, il eut la preuve, inattendue, que cette espèce donnait naissance à un très petit nombre de plantes appartenant à deux espèces nouvelles, à une espèce naine et à une espèce à étamines avortées. La série des monstruosités nées dans la famille *Lamarckiana* se complétait donc par quelques types qui n'avaient pas encore été observés à l'état sauvage; mais, préparé à leur examen, M. de Vries ne tarda pas à les reconnaître aussi au milieu de la population croissant librement à Hilversum.

De nouvelles expériences correspondant à la culture de graines de troisième génération (1890-91) donnèrent des résultats analogues; quelques plantules *nanella* et *lata* se trouvaient parmi des milliers de plantules *Lamarckiana;* une seule rosette correspondait à un type indéterminé que les cultures ultérieures prouvèrent appartenir à l'espèce *Œ. rubrinervis.*

Beaucoup de savants auraient arrêté leurs expériences à ce résultat; M. de Vries pouvait établir qu'il naissait de nouvelles variétés monstrueuses (*lata*, *brevistylis*) ou non (*nanella*, *lœvifolia*, *rubrinervis*) dans la descendance d'une espèce américaine introduite récemment en Europe; et, en fait, la plupart des meilleures recherches analogues, faites sur d'autres plantes avant et après les découvertes de M. de Vries n'ont été ni plus longues, ni plus concluantes.

Le principal mérite des recherches du savant hol-

landais sur la mutation de l'Œnothère de Lamarck est d'avoir cherché à fournir des preuves plus complètes et plus décisives de la transformation brusque des espèces. Il ne s'est pas contenté du travail préliminaire qui lui avait permis de constater la métamorphose d'une type en d'autres types; il a voulu supprimer tous les doutes; au lieu d'observations coordonnées, il a fait de véritables expériences contrôlables; à ce titre, il doit être regardé comme le fondateur d'une science nouvelle : l'évolution expérimentale.

Depuis longtemps, M. de Vries cherchait des plantes en période d'instabilité créatrice d'espèces nouvelles, et presque toujours le succès avait été limité par les difficultés d'élevage du matériel d'étude. Les Œnothères étaient des plantes vigoureuses, très fertiles, dont le seul inconvénient était d'être presque toujours bisannuelles; deux années étaient nécessaires pour passer de la graine à la graine et il fallait de bien longues périodes pour étudier la transmission héréditaire des variations. Cette difficulté fut tournée par la découverte des procédés techniques de culture de ces plantes, qui ont réduit la durée du développement de la graine à la fleur à moins d'une année. Les semis faits en janvier, sur un terreau très riche composé d'humus et de corne broyée, arrosés copieusement et chauffés dans une serre à température modérée (12-16°), donnent très rapidement des jeunes plantules qu'on peut repiquer dès le mois de mars en godets et, au mois de mai, dans des pots de plus grandes dimensions ou même en pleine terre. Dans ces conditions, les tiges ne tardent pas à s'élever du centre des plus belles rosettes et leur floraison qui commence en août est suivie de la production de graines mûres vers la fin de septembre. On gagne donc ainsi une année sur deux.

Il fallut s'assurer que cette méthode d'élevage des

plantules ne modifiait pas la fertilité des plantes, ni leurs caractères morphologiques; des cultures comparées, faites en pleine terre et en serre, en fournirent la preuve; mais trois années furent nécessaires pour la mise au point de la technique des cultures ; le matériel de terrines et de serres était aussi insuffisant pour commencer les études définitives; les tâtonnements durèrent de 1891 à 1894.

En 1895, M. de Vries connaissait à fond toutes les difficultés de la culture des Œnothères; il avait de plus reconnu la complète stabilité des caractères des formes découvertes dans ses essais antérieurs, à savoir des *Œ. rubrinervis*, *nanella*, *lata*, *brevistylis* et *lævifolia*; il savait aussi que ces espèces différaient les unes des autres non seulement à l'âge adulte, mais dès les premiers stades de rosette. Ses efforts, à partir de ce moment, furent consacrés à l'étude du plus grand nombre possible de plantules et au triage, pour l'épreuve de leurs caractères, de toutes celles qui différaient peu ou beaucoup des plantules de l'*Œ. Lamarckiana*. Dès la première année, en 1895, il mettait à part, dans plus de 14.000 plantules nées de graines d'*Œ. Lamarckiana* autofécondées, 344 plantules différant du type et se rapportant, 60 à *Œ. nanella*, 73 à *Œ. lata*, 8 à *Œ. rubrinervis*, 176 à la forme nouvelle *oblonga*, 15 à la forme *albida*, 1 à *Œ. gigas*, 1 à *Œ. scintillans*.

La forme *oblonga* avait déjà été notée, mais laissée de côté à cause de l'indécision des caractères de ses plantules; la forme *albida*, déjà observée aussi, était jusqu'à cette année rejetée comme offrant des caractères de plante malade; les deux espèces nouvelles *Œ. gigas* et *Œ. scintillans*, très rares, montraient que le polymorphisme de la descendance de l'*Œ. Lamarckiana* pouvait être beaucoup plus considérable encore. C'est d'ailleurs l'opinion de M. de Vries, et de

tous ceux qui ont répété ses essais ou qui ont fait des cultures analogues, que l'on pourrait augmenter légèrement le nombre des formes nouvelles en étudiant des semis dix fois, cent fois plus étendus; mais l'effort nécessaire pour arriver à ce résultat serait très considérable et n'ajouterait aucun élément de plus à la solution du problème de la descendance,

Le temps, l'espace et le matériel limitèrent M. de Vries dans ses épreuves successives; il obtint d'ailleurs des proportions analogues de plantules différentes de celles d'*Œ. Lamarckiana* et se répartissant dans les espèces déjà connues, comme le montre le tableau généalogique suivant, qui résume les cultures :

Famille « Lamarckiana ».

Dates.	Génération.								
1886-87	I					9 rosettes.			
1888-89	II					15.000	5	5	
1890-91	III				1	10.000	3	3	
1895	IV	1	15	176	8	14.000	60	73	1
1896	V	»	25	135	20	8.000	49	142	6
1897	VI	»	11	29	3	1.800	9	5	1
1898	VII	»	»	9	0	3.000	11	»	»
1899	VIII	»	5	1	0	1.700	21	1	»
		gigas	albida	oblonga	rubrinervis	Lamarckiana	nanella	lata	scintillans.

On doit lire ce tableau ainsi : 9 rosettes de la famille *Lamarckiana* de première génération (1886-87) ont donné 15.000 plantules *Lamarckiana*, 5 plantes *nanella*, 5 *lata*; des graines récoltées sur les *Lamarckiana* autofécondés de la première génération ont donné en seconde génération (1888-89) 10.000 plantules *Lamarckiana*, 3 plantes *nanella*, 3 *lata*, 1 *rubrinervis*,

et ainsi de suite. On reconnaît sur ce tableau les progrès accomplis par la culture en générations annuelles et par l'examen approfondi des plantules; les différences dans les proportions et la répartition des mutantes durant les trois premières générations (bisannuelles) et les cinq dernières (annuelles) sont frappantes.

M. de Vries a cultivé parallèlement plusieurs lignées de *Lamarckiana* récoltées à Hilversum. Toutes ont donné des résultats comparables, comme le montre l'exemple suivant :

Rameau collatéral de la Famille « Lamarckiana ».

Dates.	Générations.	albida	oblonga	rubrinervis	Lamarckiana	nanella	lata	scintillans	elliptica	leptocarpa
					9 rosettes *Lamarckiana*.					
1886-87	I				|					
1888-89	II				6					
1895	III	255	69	1	10.000	111	168	1	7	2
1896	IV	1	54	8	?	35	3	0	1	0

Les graines de 6 individus de la deuxième génération ont été semées à part et le relevé de leurs mutantes a pu être indiqué à part; cette précaution n'a eu d'intérêt que pour une seule lignée qui fournit en 1895, sur 350 plantes obtenues, 135 mutantes, soit près de 40 p. 100, réparties en 64 *albida*, 9 *oblonga*, 1 *rubrinervis*, 0 *nanella*, 61 *lata*.

A part cette exception notable et unique dans tous les essais, les proportions des formes nouvelles restent sensiblement comparables et oscillent entre 3 à 6 p. 100. Comme elles donnent toutes les mêmes formes, il n'y a pas lieu d'insister davantage sur ces résultats dont le détail est publié dans l'ouvrage *Die Mutationstheorie*, vol. I, publié en 1901.

Parallèlement à ces cultures, M. de Vries fit l'épreuve de la stabilité des caractères des formes nouvelles :

La variété *Œnothera Lamarckiana lœvifolia* cultivée

depuis 1888, après autofécondation, a fourni le tableau généalogique suivant, pour des plantes annuelles :

Famille « lœvifolia ».

Dates	lœvifolia	lata	elliptica	nanella	rubrinervis.
1888	2				
1889	8				
1890	25				
1891	53	2	3		
1892	?	0	1	2	
1893	?	»	»	»	
1894	1.500	2	1	0	2

Depuis 1894, la mutabilité de *lœvifolia* est nulle, si bien que les déviations constatées pendant les premières générations paraissent dues à l'hybridation qui a pu se produire dans le champ d'Hilversum avant 1888, entre la variété *lœvifolia* très stable et le type *Lamarckiana* en mutabilité. Cette hypothèse est d'autant plus vraisemblable que les dérivés du *lœvifolia* sont précisément les types les plus communs qui naissent dans la descendance des *Lamarckiana* autofécondés.

D'autre part, la descendance de l'*Œ. lata*, mutante strictement femelle qui ne donne de graines qu'après la fécondation de ses ovaires par le pollen de *Lamarckiana* ou d'un dérivé, se dissocie d'une manière analogue :

Famille « lata × Lamarckiana [1] ».

Dates.	albida	nanella	lata	oblonga	rubrinervis	sublinearis	elliptica	subovata.
1888-89			5 *lata.*					
1894			16					
1895			12 + 1 *semilata.*					
1898			164 + 1 *scintillans.*					
1900	42	3	2.000	7	3	1	1	1

1. On a éliminé les *Lamarckiana* qui constituent la forte majorité (environ 80 %).

Dans cette série, la forme *subovata*, voisine d'*oblonga*, a été stérile quoiqu'elle ait fleuri ; par contre la forme *semilata* s'est distinguée du type *lata* par la stérilité incomplète de ses étamines. M. de Vries a pu l'isoler et en cultiver des descendants après autofécondation qui ont tous présenté les caractères de *semilata*, sauf un individu qui était identique à *Œ. lata*, à anthères stériles.

L'épreuve des *Œ. nanella*, *rubrinervis*, *gigas*, *albida*, *oblonga* et *brevistylis* a prouvé aussi que toutes ces espèces autofécondées sont strictement stables. Par exemple, parmi 18.000 plantules *nanella*, M. de Vries n'en a observé (1900) que 3 qui diffèrent du type et se rapprochent légèrement de l'*Œ. oblonga;* parmi plus de 1.000 plantules *rubrinervis* (1895), une seule *rubrinervis leptocarpa;* parmi 450 *gigas* (1897), 1 individu à feuilles de *gigas*, ayant la taille d'*Œ. nanella* et dénommé *Œ. gigas nanella;* dans les autres épreuves qui furent très nombreuses, l'hérédité a été complète. Si donc on évalue à 3 p. 100 la proportion moyenne de la mutabilité dans les lignées de l'*Œ. Lamarckiana*, il faut la considérer comme réduite de 0,2 à 0,01 p. 100 pour les espèces qui en sont dérivées ; autrement dit, les espèces nouvelles nées de l'*Œ. Lamarckiana* sont beaucoup plus stables que la plante qui leur a donné naissance.

Dans cette étude, j'ai négligé à dessein de décrire les irrégularités que présentent dans leur descendance les espèces nouvelles *Œ. scintillans* et *Œ. elliptica*, sur lesquelles je reviendrai en discutant certaines hypothèses relatives aux causes de la mutabilité des Œnothères.

Pour résumer ce chapitre, je me contenterai de citer sans les discuter [1] les principales lois de la

1. Voir pour la discussion : de Vries. *Espèces et Variétés*, traduction Blaringhem. Paris, 1908, pp. 352-364, et aussi Blaringhem, *Mutation et traumatismes*, 1907, p. 196-205.

mutabilité des espèces que M. de Vries a déduites de ses recherches expérimentales sur les Œnothères de Lamarck :

I. Les nouvelles espèces élémentaires apparaissent subitement, sans intermédiaires.

II. Les nouvelles formes apparaissent à côté de la souche principale et se développent avec elle.

III. Les nouvelles espèces élémentaires montrent immédiatement une constance absolue.

IV. Certaines des nouvelles lignées sont évidemment des espèces élémentaires, mais d'autres doivent être regardées comme des variétés régressives.

V. Les mêmes nouvelles espèces apparaissent en un grand nombre d'individus.

VI. Les changements qui donnent naissance aux nouvelles espèces n'ont rien de commun avec les fluctuations.

VII. Les mutations se font dans presque toutes les directions.

CHAPITRE XIII

Causes de la mutabilité des Œnothères.

Instabilité des formes *Œ. scintillans* et *Œ. elliptica.* — Hypothèse de croisements antérieurs ; opinions de M. Bateson, de Miss Saunders et de M. Vernon. — Expériences de MM. de Vries et D. T. Mac Dougal. — Nature des formes nouvelles nées de l'*Œnothera Lamarckiana.* — Espèces et variétés ; notion de croisements unisexuels ou bisexuels. — Variation du nombre des chromosomes des cellules sexuelles des mutantes et de leurs hybrides.

L'irrégularité de la transmission héréditaire des caractères est particulièrement remarquable pour deux formes, d'ailleurs assez rares, apparues dans les cultures expérimentales de M. de Vries.

L'*Œnothera elliptica* fut obtenue à plusieurs reprises, en 1888, en 1890, en 1896 et dans tous ces cas, elle n'a pas reproduit par le semis ses caractères, qui sont pourtant très nets et particulièrement faciles à reconnaître ; les feuilles très étroites et longuement pétiolées des rosettes, les feuilles des tiges, presque linéaires, nous préviennent que la forme des pétales sera elliptique, différant très notablement de celle de tous les autres descendants de la famille *Lamarckiana.* Malgré ces caractères particuliers très nets, presque toutes les graines autofécondées de l'*Œ. elliptica* donnent naissance à de purs *Lamarckiana ;* dans deux cas seulement, M. de Vries obtint, en plus de 500 plantules *Lamarckiana*, 1 plantule *Œ. elliptica* et, une autre fois, parmi 270 *Œ. Lamarckiana*, 5 *Œ. elliptica*, soit 1,8 p. 100.

L'*Œ. scintillans* est apparue dans la famille *Lamarckiana* à trois reprises : un seul exemplaire en 1895 et en 1897, et six exemplaires en 1896. Or, cette espèce mutante ne transmet pas non plus ses caractères à tous ses descendants, malgré les autofécondations répétées. On ne peut attribuer à une cause accidentelle la disjonction que montre cette descendance, en raison des précautions d'isolement dont elle fut l'objet ; elle présente tous les caractères d'un hybride entre une mutante inconnue et l'*Œ. Lamarckiana*, hybride qui se produirait au moment même de la mutation ou antérieurement. Les plantes, issues des graines récoltées sur l'individu autofécondé apparu en 1895 dans la famille *Lamarckiana*, se répartissent, en effet, en :

52 à 59 %	*Lamarckiana.*
34 à 36 %	*scintillans.*
3 à 10 %	*oblonga.*
1 %	*lata.*

Les plantes à caractères *scintillans*, nées dans la famille *lata*, ont donné d'autre part :

L'une bisannuelle.	L'autre annuelle.	
68 %	55 %	*Lamarckiana.*
15 %	37 %	*scintillans.*
14 %	7 %	*oblonga.*
2 %	1 %	*lata.*
1 %	0	*nanella.*

Si on admet l'hypothèse d'une hybridation, on ne voit guère la règle qui régit la répartition des caractères ; en groupant les différents essais, on est conduit à les distribuer en deux séries, ceux qui donnent 30 p. 100 de *scintillans*, et ceux qui en donnent environ 15 p. 100; dans les deux cas, on trouve, en plus des *Œ. Lamarckiana*, quelques *Œ. oblonga* et *Œ. lata*, plus rarement les autres espèces nouvelles. Or, ces chiffres, qui se maintiennent quelles que soient les épreuves ou l'ori-

gine des *scintillans*, sont des proportions définies aussi caractéristiques du type *scintillans* que l'est, pour les autres formes, la stabilité complète; aucun fait connu ne permet d'homologuer ces cas à la disjonction de la descendance après hybridation entre formes pures. Cependant, ces faits ont été invoqués à plusieurs reprises comme preuves de l'origine hybride des nouvelles espèces élémentaires issues de l'*Œ. Lamarckiana*, et c'est cette hypothèse qu'il nous faut discuter maintenant.

Les recherches des botanistes américains et de M. de Vries sur les Œnothères établissent que les caractères les plus importants de l'*Œ. Lamarckiana* se sont maintenus pendant plus d'un siècle; on a pu s'en rendre compte par la comparaison des plantes cultivées dans les jardins botaniques avec les plantes desséchées des collections. Cette espèce a donné naissance, en se multipliant dans un terrain abandonné d'Hilversum et dans les cultures faites à Amsterdam, à un nombre considérable mais limité de formes nouvelles, stables par le semis et se développant parallèlement à l'espèce souche. Dans ces conditions, il est probable, il est même certain qu'il y a eu des croisements entre l'*Œ. Lamarckiana* et les espèces dérivées; en particulier, l'*Œ. lata*, que M. de Vries a trouvé plusieurs fois à l'état sauvage, ne peut se multiplier seul puisqu'il est physiologiquement femelle ; il ne donne des graines qu'après la pollinisation de ses fleurs par des papillons et autres insectes qui emportent dans leurs visites le pollen des autres espèces et surtout celui de l'*Œ. Lamarckiana*, plus abondant que les mutantes dans la station d'Hilversum.

L'hypothèse de croisements antérieurs à la découverte de la mutabilité a été présentée, en 1902, par

1. *Reports to the evolution Committee.* I, p. 153.

M. Bateson et Miss Saunders dans la conclusion du Rapport qui commence la série des travaux de cette école sur l'hérédité mendélienne. Les auteurs exposent plutôt une impression qu'une conclusion, car ils présentent leur opinion en note et non dans le texte même du mémoire; en voici la traduction intégrale :

« Nous ne pouvons éviter d'exprimer un doute concernant la merveilleuse série des mutations que M. de Vries a signalées récemment (*Die Mutationstheorie*, 1901); ne peut-on supposer que les dérivées de *l'Œnothera Lamarckiana* proviennent de quelque croisement initial insoupçonné? Rien ne peut diminuer l'intérêt extraordinaire de ces expériences; mais, jusqu'à ce qu'il ait été établi de la manière la plus claire que le *Lamarckiana*, qui a donné naissance aux mutantes, est une forme pure non croisée, nous devons faire des réserves en acceptant la conclusion que M. de Vries a tirée des faits.

« La possibilité d'un croisement est renforcée par ce fait que le Professeur de Vries nous a montré que le pollen de son *Lamarckiana* renferme des grains déformés, fait qui a été mentionné par Pohl dans un mémoire que M. de Vries signale. »

En 1903, M. le Dr H.-M. Vernon, dans son ouvrage intitulé : *Variations in Animals and Plants*, a suggéré à son tour l'hypothèse que l'*Œ. Lamarckiana* est probablement une variété horticole de l'*Œ. biennis* et qu'elle peut même avoir une origine hybride ; en ce cas, les mutations obtenues par M. de Vries seraient des retours partiels ou complets aux ancêtres initiaux des plantes étudiées.

Avant que M. de Vries ait discuté lui-même ces opinions, beaucoup d'expérimentateurs américains avaient montré que le problème ne pouvait être envisagé de cette façon. Le Directeur actuel du Jardin botanique de New-York, M. Daniel Trembley Mac

Dougal, qui fut un des premiers à faire des cultures de l'*Œ. Lamarckiana* et de ses mutantes, répondait[1] à ces hypothèses par des faits contrôlés :

« Il est tout à fait possible et même probable que *Œ. Lamarckiana* soit né au début d'un même type que l'*Œ. biennis*, comme on l'a établi ci-dessus, mais la désigner comme une « variété horticole » et la considérer pour cela comme inadéquate à des études expérimentales, c'est éviter la discussion. La plante en question a été observée d'une manière plus ou moins continue depuis plus de cent cinquante ans et, dans cette période, ses caractères sont restés constants ; rien, dans ses caractères anatomiques, ni dans sa tenue physiologique, n'a montré qu'elle n'était pas une espèce indépendante. Avec quelle espèce le *biennis* se serait-il croisé pour produire le *Lamarckiana* ? Le genre comprend un nombre relativement faible de types, tous américains ; aucun d'eux ne paraît pouvoir fournir, par son hybridation avec *biennis*, l'explication de l'origine du *Lamarckiana*. Les hypothèses de cette nature tombent complètement après les recherches les plus sérieuses dont elles ont été l'objet.

« Quant à considérer les mutantes comme des retours à des ancêtres du *Lamarckiana*, ceci est impossible, puisque les mutantes présentent des qualités que ne possède aucun autre groupe du genre, y compris *Œ. biennis*.

« Le point signalé par Bateson et Saunders, à savoir que le pollen de *Lamarckiana* renferme des grains déformés, ce qui indiquerait une origine hybride, est sans importance, puisque l'auteur (Mac Dougal) a trouvé que les étamines de *biennis* croissant dans le voisinage de New-York montrent une proportion beaucoup plus considérable de pollen déformé que celui

1. *Mutation in Plants. The American Naturalist.* Novembre 1903, p. 769.

des échantillons de *Lamarckiana* cultivés dans le Jardin botanique de New-York. »

Les meilleures preuves de l'insuffisance de l'hypothèse de croisements pour expliquer la mutation ont incontestablement été fournies par M. de Vries lui-même. Beaucoup de naturalistes, même quelques-uns de ceux qui ont voulu émettre un avis sur la question, ignorent que l'ouvrage *Die Mutationstheorie*, publié par M. de Vries de 1901 à 1903, comprend deux volumes ; le premier renferme un exposé des changements héréditaires des lignées de divers Œnothères et d'autres plantes en mutation; le second volume, dont le sous-titre est : *Science élémentaire de l'hybridation*, renferme 715 pages dont 250 sont consacrées uniquement à l'exposé détaillé des expériences de croisement entre *Œ. Lamarckiana* et ses mutantes ou les espèces voisines, *Œ. biennis*, *cruciata* et *muricata*, expériences commencées en 1895. J'ajouterai que l'effort de M. Hugo de Vries s'est porté uniquement, depuis 1903, à éclairer ce côté du problème de la mutabilité et que son jardin d'expériences, que j'ai visité chaque été, de 1905 à 1908, renfermait presque exclusivement des lots de plantes hybrides ou préparées en vue de l'hybridation.

En Amérique, M. Mac Dougal a fait des épreuves analogues avec les croisements *Œ. Lamarckiana* × *Œ. cruciata*, *Œ. Lamarckiana* × *Œ. biennis*, opérations qui ont porté sur des formes diverses de ces espèces et qui ont donné des résultats toujours négatifs en ce qui concerne la possibilité de l'origine de la mutation de l'*Œ. Lamarckiana* à la suite de croisements régis par les lois de Mendel; il se peut que ces règles ne s'appliquent pas au cas en question, mais alors le problème de l'origine des mutantes reste entier.

Récemment, M. Leclerc du Sablon[1] a cependant

1. *C. R. Ac. des Sc.* Paris, t. CLI, 1910.

voulu établir, par un raisonnement purement théorique, que « l'hypothèse de la nature hybride de l'Œnothère de Lamarck n'a rien d'invraisemblable et explique d'une façon simple les faits observés par de Vries sur les mutations de cette plante. » L'explication serait fournie par les seules règles de disjonction des hybrides de Mendel, légèrement modifiées. Grâce à des combinaisons de chiffres ingénieuses mais discutables, et par une extension des exceptions à la règle de Mendel, on peut imaginer que l'Œnothère de Lamarck ayant trois caractères dominants sur une autre forme (inconnue) ayant les trois caractères récessifs, fournit, par son croisement avec elle, des proportions de mutantes voisines de 3 p. 100, proportion trouvée dans la descendance des *Œnothera Lamarckiana* autofécondés. M. Leclerc du Sablon en conclut :

« L'interprétation que je propose pour les faits observés par de Vries repose donc sur une hypothèse dont il n'est pas possible de donner une démonstration directe. Mais, à défaut de démonstration, ces hypothèses peuvent être justifiées par des analogies. La question est de savoir s'il y a plus d'analogies en faveur de l'hypothèse de la nature hybride de l'Œnothère de Lamarck qu'en faveur de celle des mutations périodiques faite par de Vries. »

Il n'a pas été question jusqu'ici de la *périodicité de la mutation*, partie faible de la théorie de M. de Vries, utilisée seulement pour un exposé général du problème de la descendance ; il ne faut donc pas ramener à des hypothèses indémontrables ce qui devrait être discuté seulement après des expériences. Les règles de Mendel ont précisément l'avantage de déterminer la nature des essais et de provoquer les épreuves expérimentales suggérées par les hypothèses, mais l'hybridation, telle que la conçoit M. Leclerc du Sablon, exige la possession de deux ou de plusieurs

formes d'Œnothères, dont l'une serait un *Œnothera Lamarckiana* inconnu, car d'après lui, celle que l'on possède aurait déjà été croisée ; M. Leclerc du Sablon ne cite même pas les autres formes qu'on pourrait accoupler avec l'*Œnothera Lamarckiana* pur.

Il était certainement nécessaire de suggérer la possibilité de croisements antérieurs à la multiplication dans la forêt d'Hilversum des lignées d'*Œ. Lamarckiana* qui ont servi de point de départ aux expériences de M. de Vries. Mais c'est précisément en faisant un examen critique et expérimental des résultats inattendus auxquels il a abouti que M. de Vries *a été amené à redécouvrir les règles de Mendel dont il signala le premier l'importance.* Dans une note publiée en France, en 1900, intitulée *Sur la loi de disjonction des hybrides* [1], M. de Vries donna, parmi de nombreux résultats analogues, les preuves de la disjonction mendélienne des lignées issues du croisement *Œnothera Lamarckiana* × *Œ. brevistylis*, qui fournissent à la seconde génération 22 p. 100 de plantes ayant le caractère récessif à style court ; et, depuis dix ans, il chercha en vain à ramener la mutation de l'Œnothère de Lamarck à des phénomènes de ce genre.

Dans l'ensemble des hybrides entre les diverses espèces d'*Œnothera* citées jusqu'ici, soit comme mutantes dérivées de l'*Œ. Lamarckiana*, soit comme espèces élémentaires de l'*Œ. biennis* au sens de Linné, il faut mettre à part ceux qui se comportent comme des croisements mendéliens proprement dits. Les formes *Œ. brevistylis*, *Œ. nanella* et *Œ. lævifolia* sont, d'après M. de Vries, des variétés récessives, différant des *Lamarckiana* par un ou quelques caractères

1. C. R. *Ac. des Sc.* Paris, t. CXXX, pp. 845-847, 26 mars 1900.

qui s'associent par couples et parmi lesquels on peut citer :

Styles longs	dominant	styles courts.
(*Lamarckiana*)		(*brevistylis*).
Taille élevée	—	taille naine.
(*Lamarckiana*)		(*nanella*).
Feuilles ondulées	—	feuilles lisses.
(*Lamarckiana*)		(*lævifolia*).

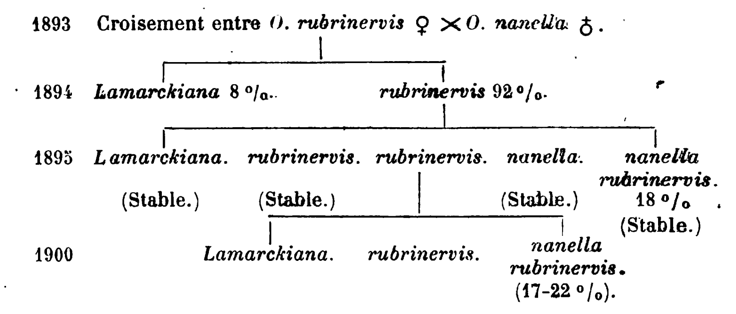
On peut encore ranger dans cette série l'*Œ. lata* dont on oppose les étamines stériles aux étamines fertiles dominantes de l'*Œ. Lamarckiana*. Pour cette forme, les résultats des épreuves sont d'ailleurs assez variables et les pourcentages des récessifs se classent dans 28 croisements différents (1898) d'après la loi de fréquence suivante :

Pourçentages.	0	5	10	15	20	25	30	35	40 %
Épreuves. . .		1	1	1	5	12	5	1	1

Si irrégulier que paraisse ce résultat, il donne bien comme moyenne la proportion des récessifs indiquée par la règle de Mendel ; en analysant de la même manière les résultats de croisements entre *Œ. Lamarckiana* et *Œ. nanella* on trouve des oscillations analogues en ce qui concerne la taille des descendants. M. de Vries a montré que ces oscillations proviennent, au moins en partie, de la variation individuelle des plantes, ou plutôt des fleurs, utilisées pour les croisements.

Nous avons vu, à propos des recherches de M. G. H. Shull sur la nature de la nouvelle espèce *Capsella Heegeri*, comment la règle de Mendel permet de prévoir la stabilité des formes récessives *C. Heegeri rhomboïdea*, *C. Heegeri tenuis*, *C. Heegeri simplex*, obtenues en partant de la seule combinaison hybride de *C. Heegeri* avec *C. bp. simplex*. Le même problème s'était posé à M. de Vries en ce qui concerne la combinaison des mutantes de l'Œnothère entre

elles et, comme application de la même règle de Mendel, je donne ici l'arbre généalogique de la forme nouvelle et stable obtenue artificiellement par M. de Vries à la suite d'hybridations et dénommée *Œ. nanella rubrinervis*. Elle provient d'un croisement fait en 1893 entre des formes dérivées de *Œ. Lamarckiana* :



Dans ce croisement, si on ne tient compte que d'un couple de caractères (taille ordinaire et nanisme), on constate que la disjonction se fait sensiblement suivant les proportions prévues par l'application des règles de Mendel ; la disjonction nulle en première génération donne à la seconde génération 21 p. 100 de récessifs et, à la troisième génération, 17 à 22 p. 100, alors que les nombres prévus sont 25 p. 100.

M. de Vries a proposé de désigner par le nom de *croisements bisexuels* ou de *croisements équilibrés* ceux qui suivent cette règle de dissociation ; ces expressions correspondent au fait qu'on peut toujours mettre en parallèle, dans l'interprétation des résultats, deux caractères des parents accouplés par paires. Ces croisements, comme nous le voyons, ne donnent naissance à aucun caractère nouveau, mais fournissent des combinaisons nouvelles de caractères connus ; ils ne peuvent, à aucun titre, servir à expliquer le phénomène général de la mutabilité des Œnothères.

Les combinaisons hybrides qu'on peut imaginer entre les espèces élémentaires *Œ. Lamarckiana*, *rubrinervis*, *gigas*, *oblonga*, etc., ne donnent lieu à rien de semblable; elles doivent être, au contraire, rapprochées de celles qu'on peut réaliser en combinant sexuellement *Œ. Lamarckiana* avec les espèces sauvages d'origine différente, *Œ. biennis*, *Œ. muricata*, *Œ. hirta*, *Œ. cruciata*, etc. Ici, les résultats sont très incertains selon les lignées; on peut obtenir parfois des formes nouvelles inattendues, bien que la plupart des graines donnent naissance à l'un ou à l'autre parent. Il est difficile de faire la part de la mutabilité et de l'hybridation dans les résultats où les deux formes croisées sont des mutantes, mais si l'on croise entre elles deux espèces élémentaires bien distinctes, *Œ. Lamarckiana* × *Œ. biennis* par exemple, ou encore *Œ. muricata* × *Œ. hirtella*, on arrive à des conclusions précises concernant l'hérédité unilatérale.

En 1894, puis en 1899 et en 1902, M. de Vries fit le croisement *Œ. Lamarckiana* × *Œ. biennis* de différentes lignées et, dans tous les cas, il obtint exclusivement des *Œ. biennis* sans aucune trace des caractères de *Lamarckiana*; cette série d'hybrides correspond donc exactement à ce que Millardet avait déjà obtenu en France avec quelques Fraisiers appartenant à des espèces européennes ou américaines, et qu'il a décrit dans sa *Note sur l'hybridation sans croisement ou Fausse fécondation*[1]. En 1897, un croisement entre *Œ. muricata* et *Œ. hirtella* a donné des plantes suivies au moins jusqu'à la quatrième génération (1903); elles sont des *muricata* par leurs feuilles étroites, des *hirtella* par leurs grappes allongées et leurs fleurs relativement larges; elles sont restées stables et toutes identiques entre elles, depuis le début des

1. *Mém. Soc. Sc. phys. et nat. de Bordeaux*, t. IV, 1894.

essais, sans retour, ni dissociation des caractères réunis par le croisement ; elles sont d'ailleurs beaucoup moins fertiles que les parents et leurs fruits grêles et courts ne renferment qu'une très petite quantité de semences. M. de Vries a donné le nom de *croisements monosexuels* ou de croisements *non équilibrés* à ces combinaisons hybrides où l'on ne peut grouper les caractères des parents par couples ; c'est le cas le plus fréquent, mais aussi le plus difficile à étudier, car on ne connaît pas de règles auxquelles on puisse le ramener. Les travaux de Charles Naudin (1863) sur des hybrides de ce genre aboutissent à la conclusion que, tôt ou tard, le retour aux parents est définitif et complet.

M. Mac Dougal[1] n'hésite pas à rattacher à cette catégorie la série des quatre hybrides obtenus à New-York par le croisement *Œ. Lamarckiana*×*Œ. biennis* ; bien que certains des caractères du *Lamarckiana* soient transmis aux quatre types, le plus grand nombre des caractères actifs sont ceux de l'*Œ. biennis* ; mais il importe d'insister surtout ici sur la présence de quatre hybrides bien différenciés et sans intermédiaires, issus de la même combinaison. Nous reviendrons sur des faits analogues à propos de l'hypothèse des Hybridmutations de M. Erik Tschermak (chapitre XX, p. 260).

Si l'on examine maintenant les croisements entre *Œ. Lamarckiana* et ses espèces dérivées, on constate qu'ils appartiennent, pour la plupart, à cette seconde catégorie :

Œ. Lamarckiana×*Œ. rubrinervis* a donné 80 descendants, tous *rubrinervis* purs ;

Œ. Lamarckiana×*Œ. gigas* a donné 60 descendants, tous *gigas* purs.

1. *Mutants and Hybrids of the Œnotheras.* (Carnegie Institution of Washington, 1905.)

Les études cytologiques qui ont complété les épreuves culturales et les hybridations donnent l'explication de ces faits et ne peuvent laisser de doute sur la distinction qu'il y a entre les phénomènes de la mutabilité des Œnothères et l'hérédité mendélienne au sens propre du mot.

Depuis 1905, M. R. R. Gates, en Amérique, se consacre à l'étude cytologique des mutantes et des hybrides d'*Œnothera;* il a mis en évidence des phénomènes tout à fait remarquables, confirmés pour la plupart par les travaux de M. J. M. Geerts, en Hollande, et de M. B. M. Davis, en Angleterre. Les *Œ. Lamarckiana*, *Œ. rubrinervis* et *Œ. nanella* ont des noyaux végétatifs renfermant 14 chromosomes (soit 7 chromosomes seulement dans les cellules sexuelles à noyaux réduits) ; l'*Œ. gigas*, mutante caractérisée par son port trapu, ses grandes fleurs et ses graines lourdes, en présente 28, soit 14 dans ses cellules sexuelles ; 7 est le nombre le plus fréquent dans le genre Œnothera et l'*Œ. gigas* constitue vis-à-vis des autres espèces (y compris *biennis*) un type différencié jusque dans ses éléments sexuels.

A ce point de vue, les différences entre *Œ. gigas* et les autres espèces sont comparables à celles qui séparent le genre *Trillium* (à 6 chromosomes) et le genre *Paris* (12 chromosomes), ou encore le Nénuphar à fleurs jaunes (*Nuphar luteum*, 16 chromosomes) et le Nénuphar à fleurs blanches (*Nymphea alba*, 8 chromosomes) ; on pourrait s'autoriser de ces faits pour faire de l'*Œnothera gigas* le type d'un genre nouveau.

Lorsque *Œ. lata* est fécondé par *Œ. Lamarckiana*, on a vu qu'il donne naissance aux deux parents dès la première génération (p. 170) ; dans quelques cas particuliers, les plantes *Œ. Lamarckiana* issues de ce croisement offraient 20 ou 21 chromosomes si bien qu'on pourrait les regarder comme des hybrides intermé-

diaires entre *Œ. gigas* (28 chromosomes) et *Œ. Lamarckiana* (14 chromosomes) au même titre que l'hybride à 15 chromosomes de *Drosera rotundifolia* (à 10 chromosomes) fécondé par le *Drosera longifolia* à (20 chromosomes), étudié récemment par M. Rosenberg (1906).

D'autre part, M. de Vries a constaté que *Œ. gigas* croisé avec *Œ. Lamarckiana*, ou *Œ. brevistylis*, ou encore *Œ. rubrinervis*, fournit des races constantes intermédiaires entre les parents ; seul *Œ. lata* × *Œ. gigas* se dissocie dès la première génération en une moitié d'individus intermédiaires entre *Œ. lata* et *Œ. gigas* et une moitié d'individus intermédiaires entre *Œ. Lamarckiana* et *Œ. gigas*. D'autres croisements étudiés par Miss Lutz indiqueraient des conditions encore plus complexes, si bien qu'il suffirait, d'après M. Gates [1], d'avoir établi la non-équivalence au point de vue héréditaire des différents chromosomes contenus dans le noyau de l'*Œ. Lamarckiana* pour expliquer le phénomène de la pulvérisation de cette espèce en de nombreux types distincts.

Nous sommes bien loin de l'hypothèse d'une disjonction hybride mendélienne qui supposerait des cellules polliniques et des ovules purs ; la mutabilité des Œnothères serait, d'après ces résultats expérimentaux, un phénomène complexe, voisin sans doute de l'apparition de la parthénogénèse dans les végétaux supérieurs, et compliqué par des hybridations secondaires. L'hypothèse de la pulvérisation brusque du type proposée par M. Hugo de Vries reste entière ; il faut accumuler les exemples de mutations et les étudier avec méthode pour espérer découvrir la cause initiale du phénomène.

1. The behavior of Chromosomes in *Œnothera lata* × *Œ. gigas*. *Botanical Gazette*, Septembre 1909.

LIVRE IV

LES MUTATIONS DES ANIMAUX ET DE L'HOMME

CHAPITRE XIV

Mutations observées récemment chez les Invertébrés.

Étude systématique et phylogénétique du groupe des Crevettes d'eau douce, les Atyidés, par M. E. Bouvier, qui trouve dans leurs changements des exemples de variations brusques, de *mutations évolutives* au sens de H. de Vries. — Expériences de M. Bordage relatives à la métamorphose d'*Ortmannia Alluaudi* en *Atya serrata*. — Espèces de Vers plats résultant, d'après M. Hallez, d'anomalies héréditaires.

M. E.-L. Bouvier, professeur d'Entomologie au Muséum d'histoire naturelle de Paris, a donné récemment, à propos d'une étude systématique de certaines Crevettes de la famille des Atyidés, une série de conclusions relatives à la mutation de ces Crustacés, qui ont été en partie vérifiées expérimentalement par M. E. Bordage. L'ensemble de ces résultats mérite un examen assez détaillé.

Les Atyidés sont des Crustacés à mandibules fortes et dépourvus de palpes, à premières paires de pattes presque égales, offrant des pinces terminées par un bouquet de poils (fig. 30, b_1 et b_2). Ils vivent dans les eaux douces des régions tropicales et

semi-tropicales; ils sont assez voisins de ces Crevettes du bord de la mer qui remontent le cours des rivières à leur embouchure (*Palemonetes*). Les pattes des Crustacés sont toutes construites sur le même type et

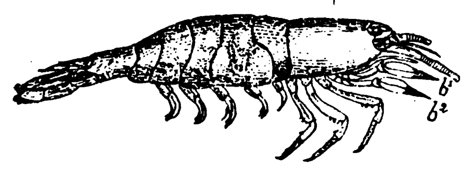


FIG. 30.

comprennent trois parties : une base, le protopodite, portant deux branches libres, l'endopodite ou branche interne, l'exopodite ou branche externe; chacune de ces parties peut être composée elle-même de portions solides articulées entre elles; la complexité d'organisation de ces pièces est utilisée pour suivre les affinités des espèces.

D'après M. Bouvier, la généalogie des Crevettes du groupe des Atyidés comprend huit genres, qui s'enchaînent très régulièrement. L'ancêtre du groupe, qui offre la constitution la plus primitive, est représenté par les *Xiphocaris* des Antilles, du Japon et de l'Australie dont toutes les pattes présentent des exopodites. Ces exopodites font défaut au moins à la cinquième paire de pattes, mais existent à la base des deux paires de pattes antérieures, sur les représentants très rares du genre *Syncaris* de Californie, sur les *Troglocaris* des cavernes d'Autriche, sur les *Atyæphyra* du nord de l'Afrique, de la Corse, qu'on trouve même dans plusieurs ruisseaux de la Marne, du Maine-et-Loire et de la Bretagne. Un dernier groupe, celui qui nous intéresse le plus directement, ne présente pas d'exopodite à la base des pattes et renferme le genre *Caridina* très répandu et polymorphe dans les îles Célèbes,

à Sumatra, et à Madagascar, le genre *Limnocaridina* dont on ne connaît jusqu'ici que la seule forme du lac Tanganyika, enfin, les *Ortmannia* du Mexique, de Cuba, de la Réunion et de Madagascar (*O. Alluaudi*), et les *Atya*, surtout communs dans les îles du Pacifique et, quelques espèces, en Afrique (*A. serrata*).

Tous ces genres offrent des différences dans le volume de leurs œufs. M. Bouvier a établi, par la comparaison avec d'autres caractères, que la taille de ces œufs augmente à mesure que l'on s'éloigne des espèces primitives; ces différences ne sont pas dues à l'habitat comme on a pu déjà le constater pour les Crevettes ordinaires (*Palemonetes varians*); elles caractérisent plusieurs groupes et paraissent en relation avec l'évolution du genre, les formes ayant de très gros œufs étant les plus rares; mais ce caractère ne varierait que par degrés progressifs, au moins dans un cas suivi de très près; le genre *Caridina* offre, à ce point de vue, les variations extrêmes et, ce qui est plus intéressant, l'instabilité de l'ensemble des caractères génériques de ces Atyidés semble être en rapport avec ce phénomène.

« Dans tous les genres, peut-être, dit M. Bouvier[1], mais à coup sûr chez les *Caridina* et les *Ortmannia*, certaines espèces sont arrivées à un degré d'évolution tel que leur équilibre spécifique est instable et qu'elles donnent indifféremment des individus de leur type ou des individus très semblables, mais qui présentent les caractères du genre immédiatement supérieur.... Ces faits sont analogues à ceux que M. de Vries a signalés dans le règne végétal, mais ils suivent les règles de l'évolution naturelle du groupe et conduisent à la formation de types génériques très distincts, au lieu de se limiter à l'établissement de ces subdivisions de l'espèce linnéenne qu'on appelle des petites espèces. Dans notre famille, en effet, ils frappent toujours les caractères essentiels qui, tous, ont trait à la taille et

à la structure des pattes proprement dites.... C'est en étudiant en détail, appendices par appendices, *tous les individus* de la collection du Muséum que j'ai pu observer le polymorphisme si suggestif de la *Caridina apiocheles* »[1].

Caridina apiocheles (fig. 31) produit de très gros œufs ; ses pinces antérieures, b_1, b_2, sont très caractéristiques par leur forme de poire (d'où le nom d'*apiocheles*).

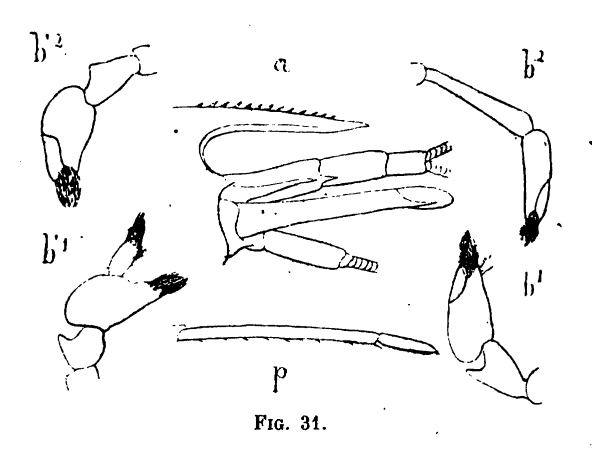


Fig. 31.

Dans un lot des Seychelles, M. Bouvier a trouvé un exemplaire dont les pattes de la seconde paire seules avaient la forme b'_2 particulière au genre *Ortmannia*, très différent du précédent par une série d'autres caractères; cet individu constitue la mutation *Caridina Edwardsi*. D'ailleurs, le genre *Ortmannia* lui-même est d'origine récente, car il représente le dernier stade qu'ont dû parcourir les Atyidés, avant d'atteindre la forme *Atya*, qui est le terme le plus évolué du groupe.

1. *Bull. scientif. de la France et de la Belgique*, 1905, pp. 127 et 129.

Le genre *Ortmannia* (fig. 32)[1] se distingue du genre *Atya* par la diminution de la taille, la gracilité des formes et, surtout, par la structure des deux paires de pattes antérieures. Chez *Atya* (fig. 33), les pinces qui

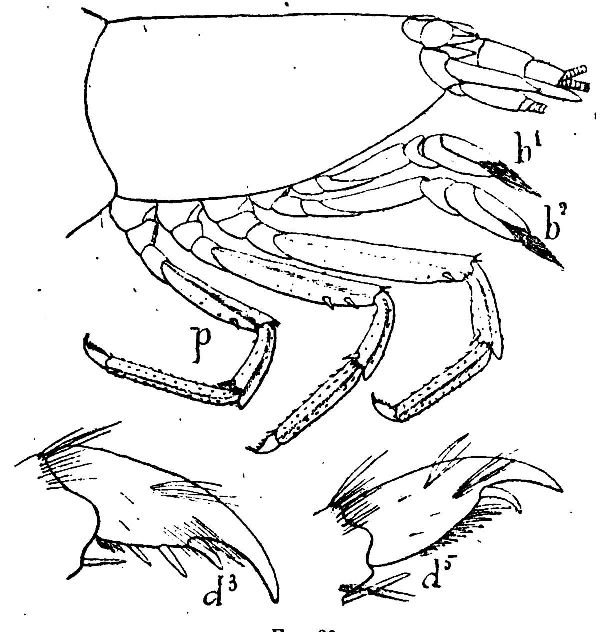


FIG. 32.

terminent ces membres sont fendues jusqu'à la base et divisées en deux doigts identiques portant un bouquet de très longs poils; les pinces d'*Ortmannia* ont au contraire le doigt mobile inséré sur le bord de l'article précédent (propodite) et, par conséquent, plus court, de telle sorte que la pince a une portion

1. Sur les figures 31, 32 et 33 on pourra comparer les différences des appendices.

palmaire comme chez tous les Crustacés décapodes (Écrevisses, Homards) sauf *Atya;* ces deux genres se distinguent des *Caridina*, entre autres caractères, par les carpes qui sont excavés en avant, ce qui n'a pas lieu dans le dernier genre. cité. Il est curieux de trouver, dans *Caridina Edwardsi*, un lien entre ces trois genres.

Voici un autre exemple du même genre. L'*Ortmannia Alluaudi* des îles Mariannes et de Madagascar

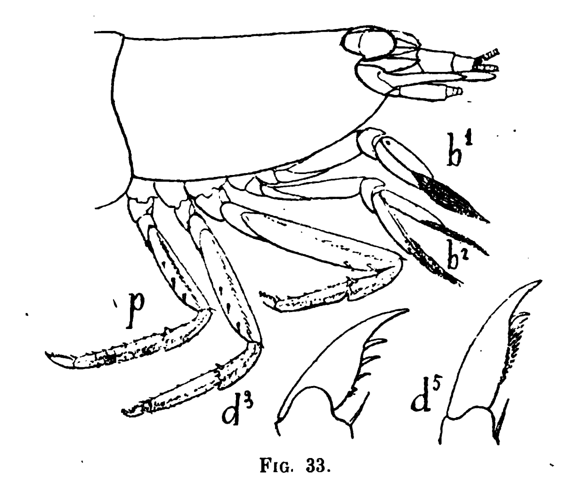


Fig. 33.

présente des séries d'oscillations de formes, tant du rostre qui prolonge la carapace de la tête, des antennes, que des pattes; or, ces organes fournissent justement les caractères qui, dans le genre *Caridina*, distinguent les espèces différentes et, en particulier, les spécimens Atyens (*Atya serrata* des auteurs). L'*Ortmannia Henshavi* des îles Sandwich renferme également quelques individus Atyens qui constituent la mutation *bisulcata* de cette espèce (*Atya bisulcata* des auteurs).

« L'instabilité de ces formes, dit M. Bouvier, se manifeste par une variation remarquable de tous les caractères génériques, caractères qui se limitent exclusivement à la taille, à la grosseur des pattes ambulatoires, surtout à la forme du carpe et de la pince des deux paires de pattes antérieures.... Les mutations des Atyidés se produisent brusquement, au cours de variations multiples, qui sont des essais de l'espèce dans la réalisation du type supérieur. Je donne à ces phénomènes le nom de *mutations évolutives*, parce qu'on ne saurait douter qu'ils sont les moyens par lesquels se produit l'évolution du groupe ». Car ces différences ne peuvent être attribuées ni à l'âge, ni à la taille; elles apparaissent dans les deux sexes et, parmi les changements connus analogues, il n'y a que les mutations telles que les a définies M. de Vries, ou des hybridations antérieures qui peuvent les expliquer. L'hybridation paraît bien peu probable à M. Bouvier; les autres familles du règne animal ne présentent rien d'analogue et ces phénomènes de variation brusque sont, au contraire, très généraux dans les espèces d'origines diverses où ils se manifestent.

On se trouve donc en présence, d'après M. Bouvier, d'un groupe dont plusieurs espèces sont en pleine période de transformation et qui passent, sous nos yeux, d'un genre à l'autre. Cependant, à part les caractères variables en question, il y a une telle identité entre la forme initiale et la forme dérivée, un tel mélange des deux formes dans les localités les plus différentes qu'on ne peut guère les décrire comme appartenant à des espèces distinctes. Ce sont des espèces oscillantes que M. Bouvier nomme *Caridina apiocheles* et sa mutation *Edwardsi*, *Ortmannia Alluaudi* et sa mutation *bisulcata*.

Ces considérations, qui résultent de comparaisons

délicates entre des formes conservées et rassemblées dans les collections du Muséum, ont été vérifiées récemment par des élevages.

M. Bouvier avait engagé vivement M. Bordage à faire l'étude sur place, à l'île de la Réunion, des affinités entre les Crevettes *Ortmannia* et *Atya*. Ayant pris deux femelles ovifères d'*Ortmannia Alluaudi*, M. Bordage essaya d'abord d'obtenir l'éclosion de leurs œufs dans un petit aquarium de laboratoire, mais la température de l'eau s'éleva assez pour les faire mourir. L'expérience fut recommencée dans un bassin en maçonnerie de la Ménagerie du Musée de Saint-Denis, placé dans un endroit frais et alimenté par l'eau de la canalisation de la ville; avant les expériences, le bassin fut chaque fois vidé et nettoyé, puis laissé à sec pendant quatre ou cinq jours; les orifices des robinets et des conduits d'échappement d'eau furent coiffés de capuchons ajustés de toile métallique à mailles fines doublée de mousseline très fine pour empêcher l'introduction de larves ou de jeunes Crevettes dont la présence aurait troublé les résultats de l'expérience.

Une femelle d'*Ortmannia Alluaudi* ovifère fut placée seule dans le bassin et nourrie avec de la farine de Maïs; les 16 descendants, qui furent observés quelques semaines plus tard, se répartissaient en :

1 *Ortmannia* au 1er stade Crevette.		longueur
2 *Atya*	—	9-10 mm,
9 *Ortmannia* au 2me stade Crevette.		longueur
4 *Atya*	—	14-15 mm,

soit 10 *Ortmannia* et 6 *Atya*.

Dans un autre bassin et parallèlement, M. Bordage éleva deux femelles ovifères d'*Atya serrata* dont 27 descendants, mesurant de 14-15 millimètres à 18-19 millimètres, furent tous du type *Atya;* le type nouveau, ou phylogénétiquement plus récent, comme l'avait prévu M. Bouvier, était bien fixe.

Enfin, en élevant ensemble un mélange de mâles et de femelles d'*Ortmannia* et d'*Atya*, M. Bordage s'est assuré qu'il était impossible d'obtenir la fécondation de femelles d'Ortmannies par des mâles d'Atyes, alors que la fécondation des Ortmannies femelles par les mâles de leur espèce s'obtient très facilement, même en captivité.

Il faut donc rejeter l'hypothèse, déjà critiquée au point de vue systématique par M. Bouvier, d'une hybridation possible et voir, dans ces changements brusques, de véritables cas de mutation au sens de celles que M. de Vries a observées dans la descendance de l'*Œnothera Lamarckiana*. Malheureusement, les élevages de Crevettes sont délicats et il est difficile de fournir avec ce matériel les preuves qu'on a pu obtenir en partant des Œnothères.

Dans le groupe des Vers, on peut rappeler aussi les observations déjà anciennes de M. P. Hallez[1], professeur à la Faculté des sciences de Lille, qui a décrit deux espèces de Vers plats, du groupe des Triclades, auxquelles il attribue une origine tératologique; l'auteur laisse supposer qu'il en connaît d'autres.

Le tube digestif du *Dendrocœlum lacteum* présente deux branches récurrentes qu'on aperçoit facilement par transparence; elles s'étendent l'une près de l'autre en arrière des organes génitaux et sont simplement réunies par une ou deux anastomoses transverses; mais il arrive aussi très souvent que ces deux branches se soudent et fournissent ainsi tous les caractères de l'espèce de Corfou que O. Schmidt a décrite sous le nom de *D. Nausicaæ*. Pour M. Hallez, cette dernière espèce doit être considérée comme ayant apparu brusquement en divers points et se maintenant après des essais répétés en quelques localités.

De même, le genre *Phagocata*, Vers plat dont on

1. *C. R. Ac. Sc.*, t. *CXIV*, 1892, p. 1125.

ne connaît que la seule éspèce *gracilis* localisée en Pensylvanie, dériverait du genre *Planaria*, dont il ne diffère que par la multiplicité des pharynx; ce caractère anormal a été observé par M. Hallez sur l'espèce *Planaria polychroa*. « Il me paraît difficile, ajoute-t-il, de ne pas considérer cette multiplicité des pharynx, de même que la polydactylie, comme un fait tératologique fixé et devenu un caractère spécifique et même générique. »

Toutes ces espèces tératologiques d'origine récente ont une aire d'extension peu étendue. *Dendrocœlum Nausicaæ* n'est connu que dans les îles Ioniennes, le genre *Phagocata* seulement en Pensylvanie et n'a que la seule espèce *gracilis*; mais, d'après M. Hallez, on ne peut leur refuser la valeur de bonnes espèces sans détruire les règles sur lesquelles repose la classification.

Il semble bien démontré, par les exemples fournis dans les chapitres précédents, que les cas de changements brusques des caractères définissant les espèces, les genres ou les ordres existent au même titre que les changements des caractères définissant les variétés secondaires; on peut seulement reconnaître que ceux-ci sont relativement plus fréquents, ce qui correspond en somme à ce que les caractères en question sont moins importants et plus répandus.

Nous allons maintenant passer en revue, chez les animaux, quelques-unes des anomalies qui, sans être graves, pourraient devenir le point de départ de nouvelles races ou de nouvelles espèces élémentaires.

CHAPITRE XV

Hérédité des anomalies animales.

Origine du Hamster noir d'Allemagne (*Cricetus niger*) ; mélanisme et albinisme de Cobayes issus de parents gris ; mélanisme de plusieurs races de Poules. — Albinisme de nombreux mammifères, oiseaux, poissons, insectes ; albinisme dans la race humaine. — Histoire de la race de Paon à épaules noires rapportée par Darwin. — Hérédité de taches blanches dans les cheveux, de poils sur la face dans la race humaine ; races pies ; enfants pies. — Histoire documentée de la famille des Hommes porc-épics.

Alors que la plupart des botanistes expérimentateurs sont convaincus de l'importance des variations brusques pour la formation des espèces végétales, les zoologistes restent un peu sceptiques. L'examen des animaux sauvages n'est pas commode et l'on sait peu de choses sur leurs habitudes et leurs accouplements ; on peut presque toujours expliquer les variations brusques observées par des hybridations antérieures probables et, en fait, il y a de nombreuses chances pour que dans beaucoup de cas il en soit ainsi.

M. Simroth a récemment[1] insisté sur la mutation probable d'une forme de Rat des champs, le Hamster des plaines de l'Allemagne centrale, dont il a observé, dans la vallée de la Saale, des lignées d'un noir pur avec les pattes, les lèvres et le museau blancs. Jusqu'ici, on ne connaissait que le Hamster doré (*Cricetus auratus*) de Syrie, le *C. nigricans* au pelage foncé, à

1. Ueber den schwarzen Hamster als typische Mutation. *Biologisches Centralb.* XXVI, pp. 334-340.

ventre jaune et à pattes blanches, et le *C. vulgaris*, dont l'arrière-train est noir, ces derniers vivant en Allemagne, en Hongrie et en Russie.

Schreber avait déjà décrit en 1792, sous le nom de *Mus cricetus* L. *niger*, la forme à laquelle M. Simroth fait allusion et pour laquelle, selon lui, deux hypothèses sont possibles : la coloration foncée peut être due à l'action du climat, car on a déjà constaté que plus la zone d'habitat de l'animal s'avance vers le Nord (on a des preuves paléontologiques et historiques de ce déplacement d'habitat), plus la couleur paraît devenir foncée; ou bien la nouvelle forme dérive d'une variation brusque et cette hypothèse est soutenue avec beaucoup d'énergie par M. Simroth. La variation se serait faite par à-coups, en suivant les changements climatériques; elle a pu par exemple se produire à des périodes de variations atmosphériques considérables, correspondant avec celles des taches solaires. Il paraît probable d'ailleurs que ces variations de couleur ont été accompagnées d'autres changements relatifs à la forme du crâne et surtout aux pattes postérieures.

On peut cependant expliquer plus simplement l'origine de cette forme à pelage noir en admettant la ségrégation des caractères à la suite du croisement d'individus à poils gris, fauves ou roux; le seul fait qu'on connaît des formes à taches noires plus ou moins localisées suffit pour expliquer la production d'une lignée ou même d'une variété de couleur brun foncé. Les preuves d'une pareille possibilité abondent et, dans des essais de croisements de lignées pures de Cobayes (*Cavia cobaya L.*), faits par M. Prévot et moi-même à l'Institut Pasteur de Garches, nous avons obtenu des résultats expérimentaux plus précis et plus nets que je n'oserai pas rapporter sans réserves à une mutation. Il s'agit d'une lignée de Cobayes à pelage gris foncé très homogène, qui, dans une portée,

a donné naissance à d'autres petits gris et à une femelle complètement noire que nous avons désignée noire mal teint parce que l'éclat de son pelage est légèrement atténué (teinte bleue des Anglais). Cette femelle, fécondée par le mâle du couple gris dont elle était issue, a donné naissance à quelques petits gris avec de larges taches crème et à un mâle albinos parfait, complètement blanc, dépourvu même de la tache légèrement grise que la plupart des Cobayes albinos, à yeux rouges, portent sur le museau. Or, cet albinos se comporte, dans les divers croisements auxquels il a été soumis, comme un type pur, sans traces de retour ni aux parents immédiats, ni à d'autres formes.

Y a-t-il eu mutation? N'est-ce pas plutôt une disjonction des caractères poils blancs ou noirs mélangés dans des combinaisons inconnues dans la lignée à pelage gris homogène qui a servi de point de départ? Les travaux de M. Castle, de Miss Sollas et d'autres sur les variations de couleur dans les croisements des Cobayes fourniraient de forts arguments en faveur de cette dernière hypothèse; j'accorderai cependant volontiers à M. Simroth que les premières variations stables à pelage noir, blanc ou jaune apparues dans le Cobaye sauvage à pelage fauve se sont très probablement produites brusquement, mais à des époques et dans des circonstances qu'on ne peut préciser.

Le mélanisme et l'albinisme sont des caractères de variétés connus dans un grand nombre d'espèces animales domestiques. Des variétés de ce genre sont apparues récemment et nous montrent que les variations doivent se produire brusquement dans la plupart des cas. On sait, d'autre part, que l'albinisme est héréditaire. Roulin[1] rapporta un exemple de méla-

1. *Mémoires des Savants étrangers à l'Académie des Sciences.* Paris, t. VI, p. 351.

nisme dont la transmission se faisait régulièrement.

La peau des Poules de nos pays est blanche, parfois jaune, lorsque la basse-cour renferme quelques Coqs cochinchinois; elle est complètement noire chez les races de Poules nègres des plateaux de Bogota, dans l'Amérique du Sud. La couleur noire n'affecte pas seulement la peau; elle est très prononcée sur la crête, sur les barbillons, sur toutes les portions glandulaires et vascularisées du bec; on l'observe enfin sur les muqueuses internes, sur le périoste et sur le tissu cellulaire qui enveloppe les muscles. Or, on sait que des Coqs et des Poules furent introduites dans cette région par les compagnons de Federman, qui, partis du Venezuela, parcoururent les plaines occidentales de la Cordillère des Andes. Il est très probable que les variétés à peau noire y sont apparues par variation brusque de même que les races analogues signalées aux Philippines, à Java, aux îles du Cap Vert. Cette variation n'est pas rare en Suisse, dans le canton d'Argovie; elle s'est produite de temps en temps en France dans les basses-cours où on supprime les animaux affectés par ce caractère, car la chair recouverte de peau noire se vend difficilement. D'après Darwin[1], la variété à peau noire de Ceylan serait différente de celle des plateaux de Bogota, car elle renferme très peu de Coqs à os noirs, alors que les Poules offrant ce caractère y abondent; « la variation, ajoute-t-il, a dû apparaître à diverses époques et dans divers endroits ».

L'albinisme est beaucoup plus fréquent et on connaît plusieurs cas de variations brusques qui rentrent dans ce groupe. Le taureau d'Afrique dont Harvey a pris des dessins à Londres, en 1829, était complètement blanc; on l'a décrit parce qu'il avait une bosse

1. *Variations*. I, p. 281.

et une crinière, un fanon qui se divisait en plusieurs plis parallèles, des sabots latéraux qui se détachaient après avoir atteint une épaisseur de douze à quinze centimètres; l'œil très saillant ressemblait à une boule sur une coupe de bilboquet. « Une race nouvelle et bizarre eût pu être probablement formée par une sélection attentive appliquée à la progéniture de cet animal », dit Darwin en signalant cet exemple.

L'hérédité de l'albinisme a été constatée maintes fois chez les Cobayes, chez les Lapins et on peut lire à ce sujet les preuves citées par Darwin sur la race himalayenne de Lapins albinos, les Pigeons, les Poules, les Canards; j'ai vu dans la collection de la baronne de Rothschild, à Ferrières, un superbe Paon blanc. La rareté des Merles et des Eléphants blancs est passée en proverbe, ce qui indique que ces variations sont rares, insolites, et correspondent bien à ce que nous savons des mutations.

On a décrit des cas d'albinisme dans tous les pays et sous tous les climats; le nombre des espèces animales qui l'ont présenté est illimité; l'Homme, différentes espèces de Singes, de Chauves-souris, de Musaraignes, la Taupe, la Belette, la Fouine, la Loutre, plusieurs espèces de Cerfs, sont, parmi les Mammifères, ceux dont on a cité le plus d'exemples. Il y a de nombreux Oiseaux, des Cyprins et d'autres Poissons albinos, enfin des Vers à soie à cocons blancs qui constituent des Races. La race blanche des Daims et le Furet n'ont pas d'autre origine.

L'albinisme dans la race humaine est un fait purement accidentel. Les malheureux qui en sont atteints ont la peau et les poils d'un blanc de lait, l'iris et la choroïde dépourvus de matière colorante, si bien qu'ils craignent l'éclat de la lumière du jour et voient mieux au crépuscule; ils sont souvent de constitution délicate. Chose étrange, on en connaît des exemples bien plus nombreux chez les Nègres que dans les races

à peau blanche et un auteur très sérieux, de Pair, a pu affirmer qu'il n'en existait que sous la zone torride, ce qui est exagéré.

Plusieurs observateurs ont noté que les albinos avaient tout le corps recouvert d'un duvet blanchâtre et brillant; mais ces anomalies, pas plus que la myopie exagérée, ne marchent pas nécessairement de pair, avec l'absence de pigment sous la peau; il se peut que ces caractères aient été décrits seulement à cause des singularités présentées par l'allure générale des albinos qui constituent une classe à part dans la société.

Au Mexique, au Congo, et surtout dans l'Archipel Indien, les albinos furent autrefois recherchés au même titre que les fous en Europe pour l'ornement des maisons royales. Quand les Hollandais prirent possession de Java, le roi de l'île en avait trois; après deux années de recherches, on parvint à lui en procurer quatre autres: ils étaient placés dans l'entourage immédiat du prince. Tous ces faits, leur destruction par les Béchuanas signalée par Livingstone, la vénération dont ils sont l'objet ailleurs, montrent leur caractère exceptionnel.

Les albinos sont féconds; leur produit est généralement normal, mais assez souvent aussi leurs enfants sont albinos ou même du type pie, offrant des taches plus ou moins larges de pigment sur un fond général blanc. D'après les médecins qui ont étudié cette anomalie, Treytorens, Esquirol et d'autres, il arrive souvent que plusieurs albinos appartiennent à la même famille; un médecin du nom de Sachs a décrit son cas et celui de sa sœur, tous deux albinos.

L'exemple rapporté par Coinde à l'Académie des Sciences[1] est célèbre et fournit une preuve de plus de l'apparition brusque de cette anomalie : un homme

1. *C. R. Ac. des Sc., Paris*, 4 février 1861.

bien portant, mais adonné à l'alcoolisme, a eu successivement, de deux femmes différentes, trois enfants albinos; il ne présentait lui-même aucune des tares particulières aux albinos.

L'hérédité du caractère est bien établie. P. Lucas, dans son *Traité philosophique de l'hérédité naturelle* (1847), en cite plusieurs cas très remarquables qui paraissent bien authentiques; assez souvent, il y a des retours ataviques qui semblent établir que l'albinisme est *récessif* pour la race humaine; un albinos, mort à Bicêtre en 1838, fils de parents pigmentés, était neveu d'une albinos; mais il y a aussi des exemples contradictoires qui ne permettent pas de donner une opinion décisive. Blandin et Wiseman ont signalé des familles complètes atteintes d'albinisme.

Les albinos humains ne sont donc pas stériles; quelques auteurs prétendent même qu'ils possèdent à un très haut degré la faculté de procréer; ces races en puissance s'éteignent en raison de l'isolement social où les place leur semi-idiotie.

On possède aussi plusieurs documents intéressants sur l'origine de races blanches à taches colorées. Un des plus curieux et des plus authentiques est relatif à l'origine des Paons à épaules noires, décrit par Darwin[1] dans les termes suivants, auxquels il ne me reste rien à ajouter : « Un fait étrange relatif au Paon est l'apparition en Angleterre d'une variété dite « à épaules noires » qu'on a récemment, sur l'autorité de M. Sclater, considérée comme une espèce distincte sous le nom de *Pavo nigripennis*, et que cet auteur croit devoir exister à l'état sauvage dans quelque pays, mais pas dans l'Inde, où elle est certainement inconnue. Les oiseaux mâles appartenant à cette race, plus beaux selon moi que le Paon commun, en

1. *Variations*, I, p. 311.

diffèrent beaucoup par la couleur des rémiges secondaires, des plumes qui recouvrent les épaules, les ailes et les cuisses; ces paons sont plus petits que l'espèce commune, et d'après l'honorable A. S. G. Canning, sont toujours, en cas de bataille, battus par ces derniers. Les femelles affectent une couleur plus claire que celles de l'espèce commune. Les individus des deux sexes, m'apprend M. Canning, sont blancs au moment où ils sortent de l'œuf et ils ne diffèrent des jeunes de la variété blanche que par une teinte rosée particulière sur les ailes. Ils se propagent d'une manière constante. Bien qu'ils ne ressemblent pas aux métis obtenus par le croisement du *P. cristatus* avec le *P. muticus*, ils ont cependant des caractères qui leur assurent, sous quelques rapports, une situation intermédiaire entre ces deux espèces, fait qui, selon Sclater, est favorable à l'hypothèse qu'ils doivent former une espèce naturelle distincte.

« Sir R. Heron affirme, au contraire, que cette race a apparu subitement dans un grand troupeau de Paons communs blancs et pie, appartenant à lord Brownlow. Le même fait s'est présenté dans un troupeau entièrement composé de Paons communs chez sir J. Trevelyan, et dans celui de M. Thornton comprenant des Paons ordinaires et pie. Chose remarquable, dans ces deux derniers cas, la variété à épaules noires, bien que plus petite et plus faible, se multiplia au point de faire disparaître la race existant précédemment.

« M. Hudson Gurney me fait dire par M. Sclater qu'il a élevé, il y a plusieurs années, une paire de Paons à épaules noires, provenant du Paon commun; un autre ornithologiste, le professeur A. Newton, a obtenu aussi, il y a quelques années, une femelle semblable sous tous les rapports à celle de la variété à épaules noires, provenant d'une famille de Paons communs, qu'il possédait, et dont aucun n'avait, depuis plus de

vingt ans, été croisé avec aucun oiseau d'une autre famille. M. Jenner Weir m'apprend qu'il a observé à Blackheath un Paon qui resta blanc tant qu'il fut jeune, mais qui, en vieillissant, prit tous les caractères de la variété à épaules noires; ses deux ascendants étaient des Paons communs. Enfin M. Canning a cité le cas de l'apparition, en Irlande, d'une femelle à épaules noires dans un troupeau de Paons ordinaires.

« Nous avons donc là sept cas bien distincts d'oiseaux à épaules noires surgissant subitement et tout récemment dans les troupeaux de l'espèce commune qu'on élève en Angleterre. Cette variété, d'ailleurs, a dû paraître autrefois en Europe. Car M. Canning a vu un ancien tableau où elle est représentée, et Field cite de son côté une autre peinture analogue. Ces faits semblent prouver que la variété à épaules noires est une variété très accentuée qui tend à reparaître à toutes les époques et dans beaucoup d'endroits. Le fait que les jeunes sont aussi blancs que ceux de la race blanche, qui est elle-même une variété, vient à l'appui de cette hypothèse.

« Si nous considérons, au contraire, que le Paon à épaules noires constitue une espèce distincte, il faut supposer que, dans tous les cas cités plus haut, la race commune a dû autrefois se croiser avec le *P. nigripennis* supposé, mais qu'elle a depuis perdu toute trace de ce croisement, et que, cependant, il apparaît accidentellement des individus qui revêtent subitement et complètent les caractères du *P. nigripennis*. Or, jamais, autant que je puis tout au moins le savoir, un cas semblable ne s'est présenté dans le règne animal ou dans le règne végétal. Pour bien comprendre combien cette hypothèse est peu probable, supposons, par exemple, qu'à une époque antérieure, une race de Chiens se soit croisée avec un Loup, et ait depuis perdu toute trace des caractères de cet animal;

que, cependant, ladite race de Chiens ait, dans un court espace de temps, et dans le même pays, engendré sept fois des Loups parfaits sous tous les rapports; il nous faudrait encore supposer que, dans deux de ces cas, les Loups nouvellement produits se seraient ensuite multipliés au point d'exterminer la souche mère. Une forme aussi remarquable que le ***P. nigripennis***, nouvellement importée, aurait une grande valeur; il est donc peu probable que l'importation de cette race ait pu passer inaperçue, et que son histoire se soit ultérieurement perdue. En résumé, je crois avec sir R. Heron que la race à épaules noires est une variation due à des causes inconnues. Si l'on adopte cette hypothèse, il faut ajouter que c'est l'exemple le plus remarquable qui ait jamais été enregistré de l'apparition soudaine d'une forme nouvelle, ressemblant assez à une véritable espèce pour tromper un de nos ornithologistes les plus savants. »

La réapparition de pigment noir sur le pelage blanc donne des associations qu'on désigne souvent chez les animaux sous le nom de *races pie*, terme qui traduit leur fréquence relative parallèle à celle de l'albinisme. Dans la race humaine, Buffon a figuré une enfant pie née de deux nègres; sur un tableau des Galeries du Muséum d'Histoire Naturelle, d'après Isidore Geoffroy Saint-Hilaire, on en avait représenté un autre cas, observé aux Antilles vers 1780; étant donnée l'étrangeté de ce phénomène, on conçoit que bien peu d'exemples de cette nature ont pu passer inaperçus; ceci suffit à établir leur rareté.

Dans le même ordre d'idées, on peut rappeler les nombreux cas, observés dans la race humaine, de l'apparition subite d'une mèche de cheveux blancs sur les parents, caractère qui est souvent transmis aux enfants, parfois même aux petits-enfants.

Ces déviations correspondent aux apparitions locales

de poils sur des parties du corps généralement glabres. D'après Beigel[1], il exista vers le début du XIXe siècle, dans le royaume d'Ava, une famille dont tous les représentants pendant trois générations furent très velus; M. Crawfurth en vit un homme dont le corps entier était velu sauf les pieds et les mains; sa fille avait également le corps couvert de poils qui s'étendaient même sur toute la face.

Vers 1874, un homme et son fils s'exhibaient à Paris sous le titre suggestif d'*Hommes-chiens*; à plusieurs reprises, des savants anthropologistes en ont parlé et Virchow en particulier a décrit en 1873 cet exemple et plusieurs cas analogues dans un article paru dans un journal médical de Berlin intitulé : *Les hommes velus de la Russie*.

On pourrait placer, dans la même série des déviations animales, ce que nous avons dit des Moutons ancons et des Mérinos de Mauchamp. Si ces dernières variations ont fourni des races connues et observées pendant de nombreuses années, c'est que leurs caractères présentaient un avantage quelconque, même momentané, pour l'homme qui les a sélectionnées. De même, on a pu obtenir, par la séparation de la descendance d'individus anormaux, des races de Taureaux et de Moutons sans cornes, alors que cette particularité est notée, comme une anomalie, dans le groupe des Cerfs qui n'est pas à proprement parler domestique. Darwin cite encore les cas plus étranges de races de Lapins à une oreille, de Porcs bipèdes ou à sabots pleins, de Chiens nus, de Chevaux à poils renversés ou à poils en rosette, de Poules sans croupion qui sont tous très intéressants; mais il n'est pas possible d'en esquisser ici les traits principaux, ni surtout d'en faire un exposé critique, les documents que j'ai pu réunir à leur sujet étant fort restreints.

1. *Archives de Virchow*, t. XLIV.

Pour montrer la possibilité de la transmission héréditaire des caractères anormaux les plus étranges, je citerai seulement l'exemple suivant, suivi pendant plus d'un siècle et demi dans la race humaine, tant en Angleterre qu'en France.

Edward Lambert, né dans le Suffolk en 1717 de parents sains, ne présenta rien de remarquable pendant les neuf premières semaines de sa vie; puis sa peau commença à brunir et s'épaissit ensuite de plus en plus. Il fut présenté à la Société Royale de Londres en 1731, et voici ce qui fut constaté : le visage, la paume des mains et la plante des pieds étaient normaux; tout le reste du corps, excepté la face et les parties génitales, était recouvert d'excroissances cylindriques épaisses de 4 à 5^{mm}, hautes de plus d'un pouce, irrégulièrement distribuées et simulant une sorte de carapace. Les flancs étaient comme hérissés des piquants d'un Porc-épic, d'où le nom d'*Homme porc-épic* qui resta à Lambert. Tous les ans cette carapace tombait par suite d'une sorte de mue; la peau redevenait lisse, mais bientôt elle s'épaississait de nouveau, reprenait les caractères signalés ci-dessus. Baker vit Edward Lambert à l'âge de cinquante ans, très gai, le teint fleuri et très bien portant.

Lambert s'était marié et il eut six enfants qui, tous, à la même époque que leur père, c'est-à-dire deux ou trois mois après leur naissance, montrèrent les mêmes particularités; cinq moururent en bas âge; le sixième se maria, eut six filles et deux fils, John et Richard. On ne sait rien sur les filles, mais Tillesius vit les fils en 1802 et put examiner la carapace dont ils avaient hérité. A partir de cette époque, on perd de vue la famille d'*Hommes porcs-épics*; mais il est bien certain que ce caractère étrange était fortement héréditaire, puisqu'il n'avait pas disparu durant deux générations malgré sa seule présence sur les

hommes, les femmes étant saines et à peau lisse [1].

Souvent les anomalies de la peau sont accompagnées d'autres déviations organiques qui leur paraissent liées; les hommes velus de Crawfurth, l'Homme-chien et son fils offraient un nombre de dents très réduit; mais nous allons examiner, dans un chapitre spécial, les variations de nombre des organes qui semblent rentrer dans un groupe d'anomalies moins graves que les monstruosités dont il vient d'être question.

1. Pour un cas aussi rare, il n'est pas inutile de fournir des références sérieuses. Les premières observations remontent à 1731 ; elles ont été publiées par l'astronome Machin dans les *Philosophical Transactions*, 1731 ; Baker en 1755, dans le même journal scientifique, Girardeau en 1771, dans l'*Ancien Journal* (t. XXXVI, p. 149) et Tillesius, dans une brochure publiée à Altenburg, en 1802, mentionnent l'histoire des Hommes porcs-épics, dont Étienne Geoffroy Saint-Hilaire entretint la Société Philomatique de Paris. (*Bulletin de la Société Philomatique de Paris*, 1802, t. III, p. 145.) Les dernières observations sur ce sujet datent de 1834 et ont été consignées dans les *Archives générales de Médecine*. (2me série, t. VI, p. 146.)

CHAPITRE XVI

Polydactylie héréditaire; Chats et Chiens sans queue.

La Polydactylie est une anomalie héréditaire ; elle est plus répandue chez les Vertébrés dont le tarse offre des os surnuméraires ou dans les espèces à membres normalement pourvus de moins de cinq doigts ; fréquence de l'anomalie, corrélation entre les membres. — Hérédité, chez l'Homme, de l'augmentation et de la réduction du nombre des doigts ; polydactylie des animaux : Poules, Cobayes, Chats, Chiens, Ruminants. — Cas du Cheval ; discussion du rapprochement des Chevaux polydactyles et de l'Hipparion. — Les Chats sans queue de l'île de Man ; existence d'au moins trois types stables, à longue queue, à queue moyenne et recourbée, à queue courte (cas le plus commun), et sans doute d'une forme à queue très courte ; les Chiens sans queue donnent lieu aux mêmes constatations.

Parmi les anomalies les plus fréquentes des Mammifères, la mieux connue est sans aucun doute celle de l'augmentation ou de la réduction du nombre des doigts ; nous allons en examiner quelques caractères et montrer ensuite comment ces variations brusques pourraient et ont pu donner naissance à des variétés nouvelles.

La polydactylie est l'anomalie caractérisée par la présence aux extrémités des membres d'un nombre de doigts supérieur à celui qui est normal pour l'espèce étudiée. On l'a souvent considérée comme un cas d'atavisme et on a cherché à découvrir dans les membres d'ancêtres plus ou moins éloignés des Mam-

mifères des types à des membres pourvus d'un nombre de doigts supérieur à cinq. Ainsi, quelques auteurs ont comparé la main de l'homme pourvue de 6 doigts et parfois même de 7 doigts à la nageoire d'un Reptile fossile des temps secondaires, l'*Ichtyosaurus* ayant des nageoires garnies de 6 à 8 rayons ; les termes de passage seraient fournis par les nageoires de quelques Tortues marines offrant des nodules osseux supplémentaires dans le tarse, mais sans doigts formés, et par la patte antérieure du Lézard qui possède un rudiment osseux analogue en dehors du cinquième doigt. Mais alors, comment expliquer certaines monstruosités du pied de l'homme qui, d'après Bernstein, possède jusqu'à neuf doigts ? L'étrangeté des explications fournies montre combien ces anomalies humaines ont désorienté leurs observateurs.

D'après M. Blanc[1], il faut avant tout préciser ce que l'on appelle doigt ; ce serait faire une grave confusion que de désigner comme doigts surnuméraires les os supplémentaires du carpe ou du tarse qui ne correspondent pas à des phalanges ; sans doute, la présence de ces os rudimentaires a quelque importance pour notre sujet, en ce sens qu'il y a plus de chances de trouver des extrémités à doigts surnuméraires dans les espèces qui possèdent de tels os à l'état normal ; de même, il y aura plus de chances d'observer la polydactylie chez les animaux dont les extrémités présentent un nombre de doigts inférieur à cinq (Poules, Ruminants, Cheval), mais qui conservent dans la charpente des membres des particularités anatomiques correspondant à celles d'ancêtres pourvus de cinq doigts. La polydactylie étant une anomalie rare, son importance dépend de sta-

1. Blanc. Étude de la Polydactylie chez les Mammifères. *Société Linnéenne de Lyon*, t. XL.

tistiques qui doivent être limitées aux cas définis.

Or, dans la grande majorité des cas, l'anomalie ne peut être relevée que si elle se manifeste par des caractères externes; puisqu'il s'agit de fréquence, il faut regarder comme rentrant dans la polydactylie seulement les cas où l'augmentation du nombre de doigts externes est bien visible, sinon les observations ne seraient point comparables puisque la dissection des membres est l'exception. Cette restriction faite, il faut encore tenir compte des degrés; le doigt supplémentaire peut être un simple appendice cutané dépourvu d'os ou un doigt complet avec ses trois phalanges et un ongle ; il faut d'ailleurs ajouter que ce dernier cas est plus fréquent que la présence d'un simple appendice.

On a constaté, Isidore Geoffroy Saint-Hilaire insiste sur ce point, que si l'un des membres vient à présenter une anomalie dans le nombre des doigts, le membre opposé présente souvent une anomalie dans le même sens; la corrélation s'établit même entre les membres thoraciques et les membres abdominaux, si bien qu'on trouve fréquemment des modifications analogues sur les quatre membres.

En désignant par les symboles A_1 A_2 les membres antérieurs et par P_1 P_2 les membres postérieurs correspondant, offrant la polydactylie, les combinaisons $A_1 A_2$ et $P_1 P_2$ sont très fréquentes, les combinaisons A_1 P_1 et A_2 P_2 sont rares, A_1 P_2 et A_2 P_1 très rares, tandis que la combinaison $A_1 A_2 P_1 P_2$ est assez fréquente. Cette fréquence relative des formes symétriques rappelle celle qu'on peut constater sur les anomalies de divergences foliaires ; les cas de feuilles ternées de plantes à feuilles d'ordinaire opposées sont très fréquents par rapport aux cas de torsion plus ou moins régulière.

Enfin chez l'homme, d'après Darwin, il résulte des statistiques publiées, en 1871, par le docteur amé-

ricain Burt Wilder, que les doigts supplémentaires se présentent plus souvent sur les mains que sur les pieds, ce qui s'explique par le fait que le bras, plus spécialisé que la jambe, est pour cela plus variable.

Ce qui domine toute l'étude des difformités de la main, c'est la transmission héréditaire qui est très accusée, comme le montrent les exemples suivants :

Le docteur van Derbach a pu étudier, au XVIIIe siècle, une famille espagnole du village de San-Martino dont quarante personnes présentaient à des degrés divers la polydactylie des mains et qui n'en étaient pas moins bien portantes.

L'aïeule de Colburn, le célèbre calculateur, dont Carlisle a donné la généalogie, avait six doigts aux deux mains et aux deux pieds; elle épousa un homme normal dont elle eut trois enfants dont deux présentèrent l'anomalie de leur mère; à la troisième génération, quatre enfants sur cinq eurent des doigts surnuméraires, et, à la quatrième génération, quatre sur huit. En tout, il y eut donc 10 enfants anormaux sur 16 enfants descendant d'un couple où la mère seule présentait la polydactylie.

Godeheu, correspondant de l'Académie des Sciences, a rapporté une généalogie analogue concernant une famille de Malte[1]. Gratio Kalleia, dont les ancêtres ne sont pas connus, présentait six doigts aux mains et aux pieds ; il eut quatre enfants :

Salvator, l'aîné, avec 6 doigts aux mains et aux pieds ;

Georges et Marie, à 5 doigts, mais mal conformés, et un fils normal à descendance inconnue.

Salvator eut deux fils et une fille à 6 doigts et un fils normal ;

Georges eut trois filles à 6 doigts et un fils normal;

1. *Histoire de l'Académie des Sciences*, 1771, p. 77.

Marie, à pouces dédoublés, eut un fils à 6 doigts, deux filles et un fils normaux.

Parmi les enfants et les petits-enfants de Gratio Kelleia, on trouve donc 10 enfants à 6 doigts et à membres anormaux.

Il en est de même pour la réduction du nombre des doigts qui paraît être aussi héréditaire que l'augmentation.

Scoutetten a cité le cas suivant : Louis Frache n'a qu'un seul doigt à chaque main et n'a que deux orteils à chaque pied ; de ses cinq enfants, un seul a les extrémités bien conformées et trois autres meurent en bas âge ; Marguerite Frache, la survivante, est monodactyle à la main droite, didactyle à la main gauche et ses pieds sont difformes. Elle épouse Einglemann, qui est normal, et de ce mariage naissent : Louis, bien conformé ; Christophe, avec deux doigts adhérents aux mains et les pieds difformes ; Catherine, avec trois doigts à la main droite, deux à la main gauche et les pieds difformes ; Adèle, hydrocéphale, avec les mains et les pieds difformes. D'après Scoutetten, cette tendance, anormale au plus haut degré, proviendrait d'une mutilation accidentellement acquise. Le père de Louis Frache avait des membres normaux et n'était point malade, lorsqu'à vingt-cinq ans, il tomba d'un toit élevé et se fit de graves blessures aux mains et aux pieds.

Voici encore un cas qui porte sur la réduction du nombre des doigts et dont l'hérédité a été bien constatée.

Béchet, dans une thèse présentée à la Faculté de médecine de Paris, en 1829, intitulée : *Essais sur les monstruosités humaines*, donne l'histoire de la famille Barré. D'un père et d'une mère n'ayant rien de remarquable, est né le père de Victoire Barré, qui n'avait à chaque membre que le cinquième doigt ; Victoire Barré elle-même n'avait que le cinquième doigt à

chaque main et le cinquième orteil aux pieds; les enfants de Victoire Barré n'eurent rien de remarquable, mais deux filles, parmi ses petits-enfants, n'avaient, comme leur aïeul, qu'un seul doigt, l'auriculaire, et le petit orteil seulement.

Maupertuis, Renou, P. Broca en France, Struthers, Huxley, Darwin en Angleterre, en ont signalé bien d'autres exemples; si une race humaine polydactyle ne s'est point formée, c'est que les unions consanguines sont relativement rares surtout entre individus anormaux. On en a la preuve par la fixation rapide de races animales polydactyles dans des groupes de Mammifères et d'oiseaux où cette anomalie ne paraît pas plus fréquente que chez l'homme, ni même aussi accusée.

Columelle cite l'existence de races de Poules à cinq doigts et recommande comme les meilleures « les espèces à cinq doigts et à oreilles blanches »; Buffon et Bechstein en font le caractère d'une espèce, *Gallus pentadactylus*; les ornithologistes actuels s'accordent pour en faire à peine une race; mais il existe de nombreuses lignées à polydactylie héréditaire dans plusieurs races gallines. La race Cochinchinoise, en particulier, qui présente souvent le dédoublement du pouce a, en plus, les pattes emplumées; elle nous vient de la Chine et son histoire remonte au delà des documents écrits; dans la race des *Dorkings*, ce caractère est fixé, mais il est resté un caractère variable très prononcé dans la race soyeuse des Poules à peau noire dont Azara signale l'existence en Amérique.

Ludovic Martinet[1] affirme qu'il est parvenu à fixer par une sélection très rigoureuse la polydactylie des Poules qui présentent ce caractère accidentellement; il obtint des résultats décisifs en quatre générations,

1. *Bull. Soc. Anthropologie*. Paris, 1875, p. 886.

mais il est probable que la variation existait déjà chez des ancêtres antérieurs, ce dont il ne s'est pas préoccupé. La polydactylie héréditaire a été aussi signalée chez le Cobaye; cette anomalie se transmet non seulement à des descendants directs, mais après hybridation; le caractère nouveau serait récessit d'après les travaux de M. Castle (1906).

La polydactylie chez ces animaux paraît avoir été observée depuis peu de temps. Rémy Saint-Loup[1], au cours de recherches expérimentales relatives aux modifications de l'espèce aurait observé l'apparition, chez des Cochons d'Inde, d'un doigt supplémentaire aux pattes postérieures. « Le nombre des doigts, dit-il, qui est normalement de trois, est porté à quatre et ce caractère acquis s'est transmis par hérédité, jusqu'au moment actuel », c'est-à-dire à la troisième génération. En publiant ce résultat, l'auteur l'attribuait au régime alimentaire spécial auquel il avait soumis les parents et il se proposait de faire de nouvelles expériences sur ce sujet. A défaut de documents nouveaux, on peut admettre que, dans ce cas aussi, la lignée dont il est parti et sur laquelle il a fait des essais n'était pas pure à ce point de vue. D'ailleurs, la polydactylie de ces animaux est un retour du membre postérieur à la forme normale chez les Mammifères et il n'y a pas lieu de s'en étonner, car elle est fréquente aussi chez les Chats et les Chiens.

Darwin dit qu'on a observé la transmission de la polydactylie du Chat durant trois générations; ils présentaient six doigts au pied postérieur. Quant au Chien, c'est aussi aux pattes postérieures, d'ordinaire à quatre doigts, qu'il s'en développe un cinquième, cas assez fréquent dans les grandes races; il s'agit probablement ici de l'excès de croissance d'un organe rudimentaire, réduit d'ordinaire à des traces imper-

1. *C. R. Ac. Sc.* Paris, t. CXXI, 189, p. 734.

ceptibles extérieurement, qui s'allonge accidentellement et peut même porter un ongle.

La fréquence de la polydactylie est plus grande dans les groupes de Mammifères qui ont moins de cinq doigts ; on peut donc l'interpréter comme un effet de retour, mais nous allons voir que ce retour, chez les Suidés par exemple, dépasse parfois le type ancestral. Isidore Geoffroy Saint-Hilaire[1] dit qu'en 1832, on pouvait voir dans les galeries du Muséum d'Histoire naturelle un Sanglier presque adulte ayant aux pattes antérieures cinq doigts à gauche et six doigts à droite ; or, cet animal, comme le Porc, ne compte d'ordinaire que quatre doigts aux quatre membres après la disparition du doigt qui correspond à notre pouce.

D'après M. Blanc, il existe, au Musée de l'École vétérinaire de Lyon, une dizaine de pièces ayant toutes un doigt interne supplémentaire qui correspondrait au pouce ; d'autres échantillons de la polydactylie du Porc, au nombre d'une quarantaine, doivent être rapportés, si l'on examine la nature des phalanges, plutôt à des dédoublements de doigts qu'à un retour atavique.

On connaît aussi l'anomalie inverse. Aristote a décrit un Porc à sabots pleins et le dit commun en Illyrie et en Pœonie ; Linné le signala aux environs d'Upsal ; Pallas en observa en Pologne ; Prichard, d'après Godron (1858), en aurait vu aussi en Angleterre, mais Darwin qui a fait un relevé très minutieux de tous ces cas ne le mentionne pas, ce qui rend le dernier exemple douteux.

On a voulu expliquer par des monstruosités analogues comment se sont différenciés durant les périodes géologiques, à partir d'animaux à quatre doigts, les grands groupes de Mammifères Ruminants, à deux

1. *Histoire des anomalies de l'homme et des animaux*, p. 696.

doigts, puis la famille des Chevaux dont les pieds ne présentent qu'un doigt ; la fréquence de ces prétendus retours ataviques n'est pas grande, mais on les a observés dans presque tous les genres domestiqués, le Taureau, le Mouton, la Chèvre et le Cheval.

La polydactylie du Cheval constitue un des exemples les plus intéressants, car elle a été citée dans tous les ouvrages classiques, depuis cinquante ans, comme un cas de retour à un ancêtre ayant existé réellement. Gaudry déclarait, dès 1866, que la présence d'un cinquième os métacarpien chez certains Chevaux monstrueux rappelait un animal connu seulement à l'état fossile, l'*Hipparion* ; cette notion est devenue très populaire il y a une trentaine d'années, lorsqu'on a promené dans toute l'Europe un Cheval ayant deux doigts à chaque patte, sous le nom pompeux de l'*Hipparion des foires*. D'après M. Blanc, c'est à tort qu'on a pu faire ce rapprochement : les os du pied d'un Cheval didactyle ne ressemblent « aux doigts II et III de l'*Hipparion* que d'une façon grossière ; chaque os en particulier a une forme moderne, même dans le doigt supplémentaire, et on ne peut trouver aucun caractère ancestral dans ce rayon réapparu..... Les Chevaux polydactyles n'ont qu'une chose ancestrale, c'est la présence chez l'embryon d'un rudiment des doigts latéraux ; quant à leur développement, il s'effectue sous l'influence de causes actuelles qui impriment à ces doigts leurs caractères modernes, si différents de l'ancien. »

Dans ces dernières années, les paléontologistes ont accepté ces critiques et les ont même accentuées, s'il est possible, si bien qu'actuellement on ne peut accorder aucune valeur aux rapprochements phylogénétiques qui, sous l'influence d'Haeckel, ont constitué le but des études systématiques et biologiques de la fin du siècle dernier. M. Depéret[1] est absolument catégorique sur

1. Les Transformations du monde animal. *Bibliothèque de philosophie scientifique*, 1908, p. 106.

ce point : « La filiation des Équidés a été étudiée parallèlement en Europe par Huxley et Kowalesky, en Amérique par Marsh et Cope. Nous n'envisagerons ici que la série européenne; cette série, partant du *Palæotherium* (à trois doigts actifs) et du *Paloplotherium*, aboutirait au Cheval en passant par l'intermédiaire de l'*Anchiterium* et de l'Hipparion (à trois doigts dont le médian seul est actif). Ces genres forment, en effet, une série très remarquable — presque toujours citée comme exemple classique d'évolution — au point de vue de l'atrophie graduelle des deuxième et quatrième doigts et de la prédominance définitive du troisième doigt dans la patte *solipède* du Cheval. Cependant Mme Pavlow, ainsi que MM. Schlosser et Weithofer, ont prouvé que ni le *Palæotherium*, ni l'*Hipparion* — nous ajouterions volontiers ni l'*Anchitherium* — ne sauraient être compris dans la filiation directe du cheval. Ce sont des rameaux distincts et parallèles, éteints sans laisser de rejetons, et dont les relations hypothétiques ne pourront être retrouvées un jour qu'en remontant à des périodes beaucoup plus anciennes. L'observation géologique établit du reste d'une manière formelle qu'il n'existe aucun passage graduel entre ces genres ; le dernier *Palæotherium* était éteint depuis longtemps, *sans se transformer*, lorsque est apparu le premier *Anchitherium*, et ce dernier avait à son tour disparu sans modification avant d'être brusquement remplacé par l'invasion des *Hipparion*. La *prétendue filiation* des Équidés est une apparence trompeuse qui nous donne seulement le procédé général par lequel une patte tridactyle d'Ongulé peut se transformer, dans des groupes divers, en une patte monodactyle, en vue d'une adaptation à la course; mais elle ne nous éclaire nullement sur l'origine paléontologique des Chevaux. »

Il faut donc se garder des généralisations hâtives et se cantonner dans le domaine des observations

directes et de l'expérimentation, bien que ce domaine soit, en général, très limité. On ne peut songer davantage à grouper des monstres humains dans une île afin d'y voir naître des races nouvelles à six doigts; les essais de multiplication de Nains entre eux, tentés avec beaucoup d'opiniâtreté par Catherine de Médicis, sont uniques dans l'histoire et n'ont d'ailleurs pas eu de succès.

Parmi les anomalies de constitution héréditaires, correspondant à une diminution et à une augmentation du nombre des parties, nous possédons encore quelques données expérimentales relatives au nombre des vertèbres de la queue des Chiens et des Chats.

Les Chats sans queue de l'île de Man sont peu connus en France, sans doute parce qu'on trouve disgracieux des animaux qui nous apparaissent comme mutilés, quoique la variation dont il s'agit soit réellement transmise des parents aux enfants, sans sections ni traitement spécial. Tous les auteurs ne sont pas d'accord sur le lieu où est apparue l'anomalie. En Angleterre, on prétend que cette variation se serait produite à l'île de Man même; certaines anecdotes historiques pourraient donner quelque fondement à cette opinion, puisque cette île, située au milieu de la mer d'Irlande, est relativement petite et ne compte guère plus de 50.000 habitants. Mais si l'isolement géographique fournit l'explication de l'épurement et de l'extension de la race au siècle dernier, il n'en est pas moins vrai que les Chats sans queue sont surtout communs au Japon et qu'ils ont pu être importés de ce pays dans l'île anglaise, sans que le fait ait au début attiré l'attention.

A. de Mortillet a fait une série de recherches sur l'origine de cette race et cite à son sujet ces passages empruntés, l'un à l'*Histoire générale des Voyages* (1752) : « Les Japonais ont une espèce parti-

culière de Chats dont on vante beaucoup la beauté; leur couleur est blanchâtre, avec de grandes taches noires et jaunes et leur queue fort courte. Ils ne font pas la guerre aux souris. Leur unique usage est de servir à l'amusement des femmes qui se plaisent à les caresser », l'autre, à un livre de Léon Metchnikoff, sur l'*Empire Japonais* : « Les Chats domestiques sont très nombreux au Japon et se signalent par l'absence de queue. Cependant, dans les campagnes de l'intérieur, il existe aussi une race de Chats semblables à ceux de l'Europe. » Un célèbre artiste japonais du début du siècle dernier Fo-Kou-Sai ou Ho-Kou-Sai, en a figuré quelques-uns dans des albums, et leurs mouvements gracieux et particuliers montrent que ces croquis ont été dessinés d'après nature.

A. de Mortillet [1] a eu aussi en sa possession une jeune Chatte sans queue de l'île de Man. De l'ensemble des documents qu'il a fournis sur elle on peut affirmer que l'anomalie consiste plutôt en la réduction excessive de la queue qu'en l'absence complète de l'organe. La Chatte en question portait un moignon de 2 à 3 centimètres, recouvert de poils et mobile; ce tronçon, qui était souvent relevé, donnait à l'animal quelques traits propres au Lapin, et aussi au Chat annamite, dont le Dr Morice, dans son *Voyage en Cochinchine*, dit: « Il est de taille inférieure au nôtre, sa robe est tachetée de noir ou, plus rarement, d'un blanc sans tache. Mais, ce qu'il y a de particulier, c'est la forme de sa queue. Long de quelques centimètres à peine, cet appendice est plusieurs fois recourbé sur lui-même comme s'il avait été brisé à plusieurs reprises en sens inverse; cette disposition est si prononcée qu'on peut soulever un de ces animaux par le crochet de sa queue. Cette singularité est héréditaire. » Ainsi, au point de vue des origines, le Chat sans queue de

1. *Bull. Soc. d'Anthropologie.* Paris, 1903, p. 9.

l'île de Man, le seul dont la descendance ait donné lieu à des observations expérimentales, pourrait être apparenté au Chat annamite à queue en crochet; ce qui suit confirme cette opinion.

Le premier produit de la Chatte sans queue de A. de Mortillet, croisée avec un Chat ordinaire à queue longue, fut un petit Chat unique, qui vécut seulement quelques heures, étant particulièrement mal conformé en ce qui concerne les ouvertures du tube digestif; il était dépourvu de queue et la dissection qu'en a faite Dareste a montré que la moelle épinière s'étendait dans toute la longueur du canal vertébral. Chez les Chats sans queue, l'absence d'appendice n'entraîne pas, comme chez l'Homme, le refoulement de l'axe nerveux jusqu'à la région lombaire; elle correspond à la seule disparition de vertèbres.

M. R. Anthony[1], à qui fut confiée la dissection de la Chatte mère morte en 1899, a constaté que ses caractères étaient absolument ceux qu'on avait vus sur les petits. Au lieu des 21-23 vertèbres qui composent l'appendice caudal des Chats d'Europe, celui de la Chatte de l'île de Man n'en offrait que 6; mais il n'y avait aucune différence dans les sacrums et les 3 ou 4 premières vertèbres étaient percées dans les deux cas par le canal neural. La 4e vertèbre de la Chatte sans queue était cependant un peu raccourcie, la 5e très réduite et simplifiée avec des apophyses peu saillantes; la 6e consistait en un petit osselet très court et sans forme définie, soudé à la 5e et légèrement dévié à droite. Ainsi, les seuls caractères différentiels du Chat sans queue avec le Chat ordinaire sont l'obturation à partir de la 5e vertèbre du canal neural et la disparition de 9 à 11 vertèbres.

Il est intéressant de noter que les croisements de cette Chatte avec des Chats à longue queue ont donné

1. *Bull. Soc. d'Anthropologie*. Paris, 1899, p. 305.

souvent des Chats sans queue, mais aussi des individus intermédiaires, si bien qu'on ne peut associer ces deux caractères, queue longue et queue courte en un couple mendélien simple différenciant deux variétés; d'après les règles et les définitions que nous avons adoptées dans cet ouvrage, il faut les regarder comme représentant deux espèces élémentaires différentes. La Chatte anoure de A. de Mortillet eut en tout six portées comprenant 23 petits classés par M. Anthony en quatre groupes :

1° Petits à queue longue, présentant les dimensions de celles des Chats ordinaires :

$$(0+0+2+2+3+2)=9$$ [1]

2° Petits à queue écourtée et torse, mais plus longue que celle de la mère :

$$(3+1+0+0+1+1)=6$$

3° Petits sans queue, semblables à la mère :

$$(1+1+2+1+0+2)=7$$

4° Petits sans queue et encore plus dépourvus que la mère de tout appendice caudal :

$$(0+0+2+0+0+1)=3$$

On ne peut déduire de conclusions très précises de ce seul exemple d'autant plus que la répartition en classes, queue longue, queue très courte et queues intermédiaires, est arbitraire; cependant, je crois devoir attirer l'attention sur la formule expérimentale 9 : 6 : 7 : 3.

Elle indique la dominance du caractère queue longue sur le caractère absence totale de queue, couple de caractères complexe comme celui qui différencie les feuilles de *Capsella bp. heteris* et *C. bp. sim-*

1. La formule que j'ai adoptée pour classer les résultats doit se lire : Petits à queue longue (1re portée 0; 2me portée 0; 3me portée 2; 4me portée 2; 5me portée 3; 6me portée 2). Total 9.

plex (p. 99). Aux intermédiaires *C. bp. tenuis* et *C. bp. rhomboïdea* correspondent les Chats à queue écourtée et torse, d'une part, et les Chats dits sans queue de l'île de Man, d'autre part; de plus, il est important de noter que le premier des intermédiaires correspond à la description donnée du Chat annamite par le D[r] Morice.

On connaît aussi des races de Chiens sans queue, celle dite des *bateliers anglais* est célèbre. J'ai eu l'occasion d'étudier la transmission héréditaire de ce caractère et bien que les essais ne puissent encore être interprétés d'une manière définitive, on peut dire que l'on trouve, tant pour les Chats que pour les Chiens, trois stades au moins, nettement caractérisés :

Pour les Chats, la queue longue, la queue courte et enroulée, la queue réduite à 6 vertèbres;

Pour les Chiens, la queue longue, la queue réduite à 3-4 vertèbres et l'absence complète de vertèbre caudale.

Il est remarquable que la variation d'un caractère de cette nature se fasse non point par la disparition régulière de vertèbres une à une, mais par sauts de plusieurs séries de vertèbres (6 à 10). Nous allons étudier avec quelques détails des variations numériques analogues chez les plantes, mais, auparavant, il faut définir ce qu'on appelle un caractère fluctuant.

LIVRE V

FLUCTUATIONS ET MUTATIONS

CHAPITRE XVII

Variations fluctuantes; populations et lignées pures.

Les fluctuations; leur nature et procédés employés pour les étudier. — Courbes de Galton ou courbes en cloche, correspondant aux polygones de fréquence des caractères définissant des lignées pures. — Étude d'un mélange de deux lignées pures pédigrées, ou sortes de Céréales. — Hérédité dans les populations ou en lignées pures, d'après les travaux de M. Johannsen. — Sélection méthodique et séparation des lignées.

C'est à l'anthropologiste belge, Quételet, que nous devons les méthodes d'étude des variations lentes, progressives, présentées par tous les individus d'une lignée et auxquelles on a donné depuis le nom de fluctuations. Par opposition avec les variations accidentelles ou anormales, les fluctuations affectent de la même façon toutes les parties analogues de tous individus d'une même espèce, on pourrait souvent dire de toutes les formes d'un même embranchement. Les variations de nombre et de taille des organes sous l'influence des facteurs externes, tels que l'abon-

dance ou la pénurie de nourriture, en sont les cas les plus communs.

Il est impossible de faire germer toutes les graines récoltées sur une plante dans des conditions identiques; la rapidité du développement des premières feuilles dépend de l'aération, de l'humidité et de la chaleur, facteurs auxquels les espèces, les individus et même les divers bourgeons d'un même individu sont plus ou moins sensibles; les graines sont plus ou moins mûres, plus ou moins lourdes et renferment des réserves plus ou moins abondantes; l'action combinée de l'ensemble de tous ces facteurs donne aux caractères variables des descendants de cette plante une multiplicité d'états qui se traduit par le mot de fluctuations.

Quételet a montré que les fluctuations de la plupart des caractères, tant des animaux que des végétaux, peuvent être considérées comme des oscillations autour d'une moyenne propre à chaque espèce ou plutôt à chaque groupe homogène, lignée ou variété qu'on peut définir dans l'espèce. Depuis, Francis Galton, MM. Karl Pearson, Davenport, Johannsen et d'autres savants ont étudié les règles auxquelles sont soumises ces oscillations ; ils ont réparti les individus selon l'amplitude de la variation, et ils ont constaté que les relations entre le nombre des individus renfermés dans les classes et l'ordre de ces classes étaient régies par des lois particulières du calcul des probabilités. L'ensemble de ces études théoriques et statistiques, groupées sous le titre de *Biométrique*, a permis de préciser les éléments du problème de la transformation lente des espèces les unes dans les autres, tel que l'a posé Darwin en 1858.

Il ne peut être question d'exposer ici, même rapidement, la nature des preuves acquises sur le rôle des fluctuations dans la formation des espèces. Beaucoup d'auteurs les ont opposées aux mutations, et on

pourrait croire nécessaire d'étudier parallèlement les effets de ces deux modes de variation. Il n'est pas impossible qu'on établisse des liens entre la variation oscillante et la variation brusque, mais, actuellement, il faut bien avouer que ces liens manquent, que les fluctuations nous apparaissent comme des variations d'une nature essentiellement différente de celle des mutations, qui se superposent aux mutations dans les cas où il peut y avoir doute.

Les mutations sont des changements profonds dans la nature, la distribution ou les dimensions des organes, changements qui donnent à l'individu et à la lignée qui en dérive un aspect nouveau et aberrant; ils sont très nets et affectent les caractères les plus constants de l'espèce, du genre et même de la famille; on les met facilement en évidence, même s'ils modifient les caractères fluctuants.

Les variations des caractères fluctuants, qu'ils soient étudiés sur des lignées mutantes ou sur des lignées stables, suivent dans tous les cas les mêmes règles ; elles oscillent autour d'une valeur moyenne dont elles peuvent être écartées par une sélection active, naturelle ou artificielle ; elles reviennent à la moyenne dès que la sélection cesse.

Quételet et Galton ont établi, par de nombreuses statistiques relatives à l'homme, aux animaux et aux plantes, que la représentation graphique des fluctuations d'un groupe homogène d'individus correspondait à la figure qu'on désigne sous le nom de *Courbe de Galton* ou encore de *Courbe en cloche* pour en rappeler la forme (fig. 34).

On obtient expérimentalement un groupe homogène d'individus en isolant un individu d'une espèce qui s'*autoféconde* et en multipliant, par des semis répétés, les descendants de cette plante unique; l'ensemble des êtres obtenus constitue une *lignée pure* ou une

lignée en culture pédigrée, cette dernière expression traduisant l'idée que l'ascendance en est connue.

L'expérience se fait sans précautions spéciales avec le Haricot ou l'Orge. Ayant semé les grains

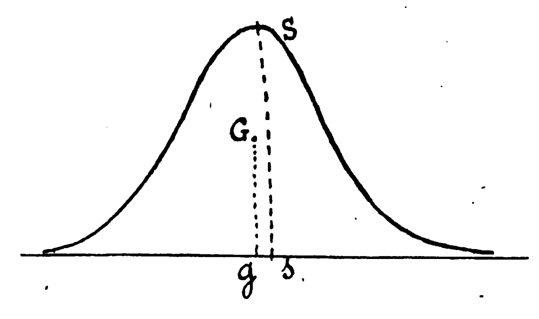


Fig. 34.

d'un seul épi d'Orge, j'ai récolté de nombreuses tiges et j'en ai pris au hasard 102 parmi celles qui portaient des épis; la plus petite taille était 61 centimètres, la plus haute 123 centimètres, et on pouvait se rendre compte très facilement que les tailles de la grande majorité des tiges étaient comprises entre 80 et 100 centimètres; en les distribuant dans des classes rangées dans l'ordre des longueurs croissant de cinq en cinq centimètres, j'ai obtenu la série des chiffres :

Classe en cm.	60	65	70	75	80	85	90	95	100	105	110	115	120	125
Nombre de tiges	4	8	11	17	20	25	**28**	24	18	14	6	5	2	

La classe 90-95 centimètres, qui renferme le maximum de tiges, est appelée la classe moyenne; elle correspond au *caractère moyen* de taille de la lignée d'Orge étudiée.

On peut aussi représenter l'ensemble des mesures par une figure obtenue comme il suit :

Sur une ligne horizontale (fig. 35), représentant les abcisses, on porte des longueurs égales correspondant aux classes des hauteurs de tiges croissant de cinq en cinq centimètres et, sur des lignes verticales représentant les ordonnées, des longueurs proportionnelles aux nombres de tiges renfermées dans chaque

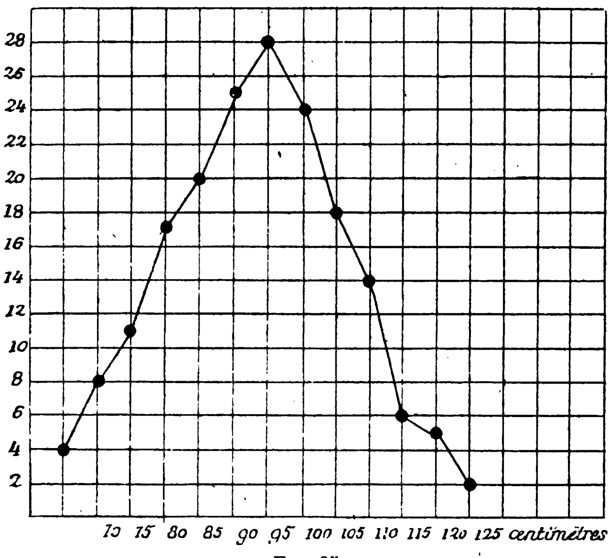


FIG. 35.

classe; on obtient ainsi une série de points qui, réunis par des traits, forment une ligne brisée qui est le *polygone de fluctuation* de la taille des chaumes étudiés.

Imaginons que la lignée d'Orge renferme des milliers de tiges; un second lot de 100 épis donne, après les mesures, une seconde série de chiffres ayant de grandes analogies avec la première, et le second polygone tracé à l'aide de ces résultats, bien que

n'ayant pas exactement le même contour que le premier, limitera avec l'axe des abcisses une surface sensiblement équivalente ; un troisième polygone, un quatrième polygone pourra être obtenu en faisant la mesure des tailles des tiges d'autres lots de 100 pris au hasard dans la même lignée. Galton et M. Davenport ont montré que l'ensemble de ces polygones limite une surface qui a sensiblement la forme d'une Courbe en cloche (fig. 34). Le *caractère moyen vrai* de la lignée est défini approximativement par l'abcisse s du maximum S de cette courbe, et, plus exactement, par l'abcisse g du centre de gravité G de la surface limite enveloppée par les divers polygones.

On se rend compte facilement que l'exactitude de l'évaluation d'un caractère moyen dépend, en partie, du nombre des mesures, en partie de la précision adoptée dans les mesures et dans leur répartition en classes ; les règles du calcul des probabilités et des erreurs permettent de trouver le plus petit nombre de mesures nécessaires pour obtenir la valeur d'un caractère moyen fluctuant avec une approximation donnée.

Les caractères fluctuants sont plus ou moins tranchés selon les lignées ; il est assez rare qu'on puisse distinguer des lots d'Orges par la seule étude de la taille des chaumes, et, dans un travail récent [1], j'ai été amené, pour y réussir, à faire l'étude d'un caractère fluctuant plus net, traduisant la *compacité des épis*.

Si l'on enlève tous les grains d'un épi, la trace des points d'insertion des grains reste visible sur le rachis; on peut compter le nombre des étages a qui est, pour

1. *Études sur l'Amélioration des Crus d'Orges de brasserie.* Paris, 1910, in-8°, 290 p.

une Orge à deux rangs, le nombre de grains portés par l'épi; d'autre part, il est facile de mesurer à un millimètre près la longueur du rachis limité, en bas, par le bourrelet qui sépare le chaume arrondi du rachis aplati, en haut, à la base du dernier grain fertile, soit l cette longueur évaluée en centimètres; la compacité de l'épi D est donnée par la formule conventionnelle : $D = 10. \frac{a}{l}$.[1]

Les variétés pures et commerciales d'Orges *Hannchen* et *Bohemia* ne peuvent être facilement distinguées que par la compacité de leurs épis; on reconnaît leur mélange par l'examen des polygones de variation ou, ce qui revient au même, par l'étude des séries de mesures qui permettent de tracer ces polygones.

En 1904, la sorte d'Orge *Hannchen*, cultivée à Bourg-la-Reine, a fourni les séries de chiffres :

Compacité	30	31	**32**	33	34	35	36	37	
présentée par	3	14	**30**	22	13	10	7	1	épis.

La sorte pure *Bohemia*, cultivée dans le même champ, m'a donné :

Compacité	32	33	34	**35**	36	37	38	39	40	
présentée par	3	6	14	**26**	22	11	8	7	3	épis.

Imaginons qu'on ait fait un mélange par parties égales de ces deux lots, on reconnaîtra cette erreur

1. Au laboratoire de Svalöf (Suède), on a inventé, pour mesurer rapidement sur les épis les différentes valeurs de D, une sorte de pied à coulisse avec réglettes mobiles, le *Klassificator*, dont il suffit de placer les becs aux extrémités du rachis pour lire sur la réglette la compacité de l'épi. Après une longue pratique, j'ai adopté pour mon laboratoire des Tableaux de compacité d'épis qu'il est facile d'établir à peu de frais pour chaque série de grappes dont on veut étudier la compacité; les chiffres de la ligne horizontale correspondent au nombre des rameaux comptés sur les grappes; les chiffres échelonnés sur les lignes verticales correspondantes donnent leurs compacités.

plus tard au laboratoire en trouvant après l'étude de 200 épis du mélange la répartition irrégulière suivante :

Compacité.	30	31	**32**	33	34	**35**	36	37	38	39	40
Epis. . . .	3	14	**33**	28	27	**36**	29	12	8	7	3

Le polygone, ou la courbe de Galton correspondante, présente deux sommets, pour les compacités **32** et **35**, qui indiquent le mélange.

Il est bien évident que le mélange ne peut être mis en évidence lorsque les densités moyennes caractéristiques (**32** et **35**) sont trop voisines, ou lorsque les représentants de l'une des sortes sont très peu nombreux par rapport aux représentants de l'autre sorte; mais si l'on a des doutes sur l'homogénéité, à cause des irrégularités de floraison ou de germination par exemple, on peut faire apparaître les divergences en cultivant à part les grains des épis compris dans des classes extrêmes ou dans les classes critiques ; l'expérience montre que les descendants d'un épi de densité 33 d'une Orge *Hannchen* fournissent une courbe de fluctuation à moyenne 32, alors que les descendants d'un épi de même densité 33 d'une Orge *Bohemia* fournissent une courbe de fluctuation à moyenne 35. Autrement dit les positions d'équilibre des caractères variables sont transmises aux descendants et peuvent servir à caractériser des groupes, des lignées. En agriculture, on a adopté le mot *Sortes* pour désigner les variétés distinguées par des caractères variables à moyenne définie; une *Sorte pure* est caractérisée par des courbes de fluctuations à un seul sommet qui expriment son homogénéité ; une *Sorte pure pédigrée* est une lignée homogène de plantes dont on connaît les ascendants.

Il y a un grand intérêt à expérimenter avec des sortes pures pédigrées ; on se rend ainsi un compte

exact de la nature des variations qui apparaissent dans la succession des générations et on fait aussi assez facilement la part de la sélection dans les changements obtenus. Dans un travail très important sur l'*Hérédité dans les populations et en lignées pures*, M. le professeur Johannsen[1], de Copenhague, a montré le point faible de la plupart des expériences dont les résultats paraissent favorables à l'action modificatrice de la sélection. Il a fait ses recherches sur des caractères susceptibles d'être facilement comptés, comme le nombre des épillets avortés sur les épis de l'Orge, ou d'être mesurés avec précision, tels que les poids, les rapports de la longueur à la largeur de Haricots.

Dans une variété de Haricots cultivée depuis longtemps au Danemark et en apparence très homogène, M. Johannsen a pris, en 1899, un lot de Haricots qu'il a pesés un à un pour les répartir dans des classes de poids équivalents ; il obtint ainsi des séries qui montrent que les fluctuations de poids sont assez régulières :

Poids compris entre	250	350	450	550	650	750	850 milligrammes.
Présentés par. . .	25	40	161	24	12	25	Haricots.

Pour les semis de l'année suivante, M. Johannsen prit plusieurs Haricots de chacune de ces séries et les planta un à un de telle sorte que chaque plante de 1900 eût un numéro d'ordre A, B, C,... correspondant à son poids ; il fit la récolte de chaque plante à part et détermina par des pesées partielles les poids moyens des Haricots fils (1901) et les poids moyens des Haricots petits-fils (1902) ; de cet ensemble de données numériques, j'extraie le tableau suivant, qui n'est qu'un résumé de celui publié par M. Johannsen.

1. *Ueber Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien.* Iéna, 1903.

Haricots.	Poids en 1900	Poids moyen des Haricots fils. (1901)	Poids moyen des Haricots petits-fils. (1902)
A	950 + [1]	520 +	557 +
B	800 +	600 +	641 +
C	800 +	400 —	465 —
D	800 +	400 —	454 —
E	600 +	312 —	407 —
F	545 —	570 +	554 +
G	540 —	512 +	511 +
H	500 —	440 +	492 +
K	500 —	410 —	455 —
L	500 —	405 —	488 +
M	500 —	395 —	506 +
N	500 —	390 —	452 —
O	475 —	600 +	547 +
P	433 —	380 —	455 —
Q	380 —	360 —	446 —
R	280 —	395 —	481 +
S	270 —	510 +	449 —
T	270 —	340 —	428 —
U	270 —	310 —	351 —
Poids moyen de l'ensemble.	548	434	478

Le raisonnement de M. Johannsen consiste à comparer les résultats que l'on obtient, soit en se livrant à une sélection en bloc de l'ensemble des Haricots, soit en choisissant au contraire les meilleures lignées. Dans le premier cas, on se contente de comparer les caractéristiques de chaque plante à la moyenne de l'ensemble; si la sélection entraîne la suppression des deux tiers des lignées, à la première génération, on conservera les descendants de A, B, C, D, E et on rejettera tous les autres; à la seconde, ceux de A, B, F, G, O, S; à la troisième, ceux de A, B, F, G, L, O. Sans doute le premier choix fournit quelques

1. Il me paraît commode pour l'exposé de placer, à côté de chaque chiffre caractéristique des lignées, le signe + ou le signe — suivant que le poids est supérieur ou inférieur au poids moyen de l'ensemble indiqué à la dernière ligne du tableau.

éléments favorables, A, B, par exemple; mais ces éléments sont accompagnés de plantes dont les descendances sont médiocres, C, D, E, et qui devront être éliminées peu à peu par une comparaison constante du produit de la sélection à la moyenne. Il est bien plus pratique et plus sûr, plus rapide aussi, d'étudier la tendance moyenne des lignées pendant deux ou trois générations, méthode qui conduit à faire le choix des lignées B, A, O, F, parmi toutes les autres; on reconnaît ainsi que la propriété de donner des Haricots lourds est une qualité particulière à chaque lignée prise isolément plutôt qu'une qualité propre aux lignées classées en tête au début des opérations.

L'expérience de M. Johannsen montre aussi le mécanisme par lequel une sélection en bloc améliore les produits; le nombre des chances d'obtenir une récolte de Haricots lourds est plus élevé si l'on plante exclusivement des Haricots lourds à chaque génération. Ce résultat pratique suffit pour justifier les efforts d'un siècle de perfectionnements en apparence continus et réguliers; mais on n'aboutit que rarement et lentement, par ce procédé, à éliminer tous les Haricots ayant une tendance à donner de petits grains.

Cependant un grand nombre de nos meilleures variétés agricoles ou horticoles ont été obtenues par cette sélection méthodique, quoique grossière, du meilleur produit; mais il ne s'ensuit pas que le résultat doive être attribué à des changements provoqués par la sélection continue dans les caractères héréditaires des lignées. Bien au contraire, la critique de M. Johannsen porte précisément sur ces exemples d'acquisitions positives de formes meilleures; elles proviennent, d'après lui, et son raisonnement me paraît juste, de l'épuration de quelques lignées excellentes par l'élimination continue, pro-

gressive, de plus en plus complète des descendants issus des mauvaises lignées. On s'explique ainsi la lenteur de la sélection méthodique, l'incertitude de ses résultats et surtout la *régression* qui apparaît toujours plus ou moins rapidement lorsque le choix cesse; il suffit que les mauvaises lignées soient représentées par quelques individus pour que leurs descendances, s'accumulant dès que la sélection cesse, modifient sensiblement la moyenne et la ramènent plus ou moins rapidement au point de départ.

La sélection agit comme un crible qui sépare le bon du mauvais, sans modifier en quoi que ce soit les tendances héréditaires qui sont propres aux diverses lignées. Les caractères fluctuants étant évalués par une moyenne héréditaire peuvent, d'autre part, être utilisés pour distinguer des groupes différents d'individus, des formes locales ou des sortes. Nous allons voir que les changements héréditaires et stables dans les moyennes des caractères fluctuants sont le résultat de variations brusques analogues à celles qui fournissent les caractères définissant les variétés ou les espèces élémentaires nouvelles.

CHAPITRE XVIII

Rôle des fluctuations dans la formation des espèces.

La sélection ne paraît pas modifier les caractères, même fluctuants, des lignées; les perfectionnements des races de Chevaux peuvent tenir à des progrès dans l'attelage et ne sont pas très probants. — Conception de Giard relative à la mutation; réaction brusque et apparente à une action lente et graduée. — Expérience de Pierre Lévêque de Vilmorin relative à la sélection des Carottes sauvages. Discussion sur la nature de cette variabilité; interprétations opposées de Jordan et de M. Costantin; notion des stades d'équilibre.

De l'ensemble des données réunies dans les chapitres précédents, il semble que l'on ne peut attribuer une bien grande importance à l'accumulation régulière des variations faibles et continues au point de vue de la production de nouveaux types. La plupart des exemples qui ont été examinés au point de vue critique montrent que la sélection n'a de prise que sur les éléments différents qui se trouvent en mélange dans une population, mais cette même sélection ne modifie en rien les qualités propres aux lignées pures; dans le premier cas, elle a pour effet d'isoler un type qui s'écarte de la moyenne des individus de la population, et nous avons vu qu'on peut arriver rapidement à ce résultat en ayant soin de faire des triages rigoureux accompagnés de cultures pédigrées. Cette séparation est facilitée par l'autofécondation régulière.

Il y a cependant des plantes et même des Céréales, telles que le Maïs. le Seigle dont la fécondation croisée est nécessaire pour le développement moyen des grains et, dans ces cas, la sélection dans la population paraît seule pouvoir rendre de grands services au point de vue pratique; mais les résultats de cette nature ne modifient en rien la critique générale faite à la sélection des fluctuations pour la production des espèces; ils en compliquent l'interprétation en exigeant l'étude parallèle d'au moins deux lignées distinctes, ce qui peut aussi faire croire que la fixation de caractères morphologiques intermédiaires entre les lignées divergentes résulte d'hybridations.

On pourra toujours faire cette objection à tous les cas pour lesquels on n'a pas fait un isolement rigoureux; la découverte dans ces dernières années de lignées hybrides et stables présentant des caractères moyens de densité d'épis compris même hors des limites de densités des parents montre que le croisement de formes définies par des caractères fluctuants peut fournir toute une série des types différents sans l'intervention de la sélection.

Les exemples de variations de caractères invoqués en faveur de l'action graduée de la sélection continue ont été choisis de préférence parmi les animaux (Chevaux de courses, bétail, etc.) et parmi les plantes qui ont une tendance très accusée à la fécondation croisée (Betteraves, Maïs). Pour les Chevaux de course en particulier, M. Hamilton Busbey cite le cas du Cheval de trot américain qui, de 1820 à 1900, a fait des progrès réels dans la réduction du temps nécessaire pour parcourir un mille :

Années :	1820	1830	1840	1850	1860	1870	1880	1890	1900
Temps en minutes.	3′	2′50″	2′35″	2′30″	2′20″	2′15″	2′12″	2′8″	2′0″

M. Lock, en interprétant ce résultat, fait remarquer que les progrès obtenus en 1890 et en 1900 corres-

pondent plutôt à des perfectionnements dans l'attelage et la suspension de la voiture que dans la race elle-même; d'autre part, les progrès ont été relativement rapides au début et vont manifestement en s'atténuant. Enfin, les lignées de ces Chevaux ne sont pas pures et leurs *pedrigrees* ne renferment pas un nombre suffisant d'individus de chaque génération; en somme, elles se prêtent moins à des études et à des discussions théoriques sur la sélection que les lignées de Céréales ou de Haricots dont on peut comparer des séries de générations en disposant de milliers d'individus.

La rareté des expériences faites avec un matériel convenable pour l'examen de la transmission héréditaire de variations lentes et accumulées par la sélection continue ne peut être cependant considérée comme une preuve de la non-existence de ce mode de changement des espèces. Les partisans de la seule efficacité des variations brusques ont invoqué cet argument pour donner plus de force à leur théorie et ils y ont réussi; ils ont établi aussi que les expériences portant sur la sélection des caractères fluctuants sont très délicates et doivent être poursuivies très longtemps; mais il n'y a pas eu jusqu'ici d'effort sérieux pour mettre en évidence leur inefficacité. Enfin, on peut concevoir que le résultat des fluctuations accumulées se traduise sous une forme qui, à première vue, présente tous les caractères des changements brusques.

Une conception ingénieuse de Giard sur la nature interne de la variation brusque paraît placer la question sous un aspect qui mérite d'être discuté. « Ce que l'on voit dans une mutation, dit-il, c'est l'apparition brusque et soudaine d'un caractère qui n'existait pas antérieurement, mais ce caractère n'est que la manifestation subite d'un état qui a pu être préparé très lentement chez les ancêtres de l'individu où il appa-

raît. Pour obtenir une réaction chimique, pour faire virer la coloration d'un liquide, il faut souvent ajouter goutte à goutte le réactif jusqu'au moment où, tout à coup, la réaction se produit et la coloration nouvelle apparaît. La mutation est le résultat d'un nouvel état d'équilibre dans l'organisme en variation. Tous les individus chez lesquels cet équilibre nouveau se prépare sont intérieurement dans un état différent de celui de leurs ancêtres, ils sont en fluctuation interne et c'est là ce qu'on ne voit pas[1]. »

Cette hypothèse fournit une possibilité d'entente entre les partisans de la formation des espèces par variation lente, les transformistes au sens ancien du mot, et les mutationistes; bien qu'elle ne repose actuellement que sur des observations incomplètes et trop peu nombreuses, je n'hésite pas à la regarder comme exacte, surtout si on la complète par la notion des stades d'équilibre que j'exposerai plus loin.

Parmi les preuves qui ont été fournies en faveur de la variation brusque, plusieurs auteurs ont cité l'expérience de Pierre Lévêque de Vilmorin sur l'amélioration de la Carotte sauvage; je la considère plutôt comme un cas intermédiaire favorable à la thèse proposée par Giard; il en est de même de la duplicature du Chrysanthème des moissons dont j'exposerai les grandes lignes au chapitre suivant.

P.-L. de Vilmorin a signalé, le 3 mars 1840, à la Société horticulturale de Londres, ses expériences sur la transformation de la Carotte sauvage en Carotte cultivée. Commencées en 1833, elles aboutirent rapidement, en trois générations, à la fixation presque complète d'une race de Carottes ayant la racine charnue des Carottes cultivées. D'autres essais parallèles faits avec la Laitue vivace (*Lactuca perennis*),

1. Congrès des Sociétés savantes à New-York. *Revue Scientifique*, 1904.

le *Tetragonia* (sorte d'Epinards), le *Solanum stoloniferum* (Pomme de terre sauvage) et le *Brassica orientalis*, d'où dérivent peut-être nos Choux, n'ont donné aucun résultat.

En 1832, un premier semis de graines de Carottes sauvages fait à Verrières, près de Paris, ne donna que des Carottes sauvages; un autre semis, recommencé le 26 avril 1833 au domaine des Barres (Loiret) où la terre est plus forte, donna des racines plus grosses que celles des champs, mais aussi plus mauvaises par leur consistance et leurs fortes ramifications; d'ailleurs, elles montèrent toutes à graines. Mais deux autres semis tardifs faits avec la même graine, le 15 mai et le 22 juin suivant, à Verrières, donnèrent des plantes très irrégulières, qui levèrent en petite quantité, inégalement et *successivement;* il germa des graines pendant tout l'été et, parmi les plantes tardives, cinq ou six ne montèrent pas; leurs racines passablement charnues, d'un centimètre de diamètre, ressemblaient à de médiocres Carottes de jardin.

Les racines de ces plantes, récoltées avant l'hiver, furent replantées au printemps de 1834; elles donnèrent des graines qui, semées en 1835, permirent de constater un progrès remarquable. Une grande partie des plantes monta encore, mais un cinquième environ fournit d'assez bonnes Carottes petites et moyennes, peu chevelues dont quelques-unes tout à fait dépourvues de racines secondaires et bonnes. La troisième génération, issue de celles-ci et observée en 1837, correspond à un très grand progrès dans l'amélioration; un bon nombre des Carottes devinrent fort grosses et restèrent charnues; quelques-unes dépassèrent le poids d'un kilogramme. Peu de plantes avaient monté, un dixième au plus, et le rebut dans ce semis fut d'environ un tiers, composé de racines fourchues, ramifiées, mais mangeables. Le progrès fut

plus considérable encore à la quatrième génération, élevée en 1839, en ce sens que la proportion des Carottes mauvaises fut beaucoup moindre et celle des plantes montées presque nulle; toutefois, les circonstances climatériques défavorables à la croissance entraînèrent une diminution générale du poids des plus grosses racines.

Cette seule série d'observations pourrait être critiquée comme celles de Metzger relatives au Maïs (p. 51); si le plant de Carottes sauvages dont provient la graine a été, à une époque antérieure, croisée par l'intermédiaire des insectes avec des Carottes cultivées voisines, on aboutit en partant de ces croisements et en sélectionnant les retours à la Carotte cultivée, à un schéma de disjonction et d'épuration des caractères assez analogue à celui qu'a décrit L. Vilmorin; mais les circonstances accessoires concernant les variations de coloris des racines et aussi leurs changements d'aspect et de mode de croissance montrent qu'on se trouve en présence d'un phénomène plus complexe, dont l'hybridation n'est peut-être pas exclue.

Les racines de la Carotte sauvage sont blanches, celles de la Carotte cultivée sont jaunes, violettes ou rouges. Dans les essais de Vilmorin, dès la récolte de 1833 et dans les récoltes ultérieures, la couleur blanche et la couleur jaune sont apparues dans les semis, la première dans une proportion plus forte. Il n'y a point là une combinaison simple de deux caractères mendéliens, puisque les Carottes jaunes plantées à part, de même que les Carottes blanches, ont toujours eu dans leur descendance quelques racines de la couleur opposée. Le jaune franc ou jaune foncé n'est apparu qu'en 1837 et fut d'ailleurs très difficile à fixer; d'autre part, Vilmorin a observé deux racines d'un violet lie de vin dans le semis de 1835 et trois autres dans le semis de 1837. La couleur

rouge, apparue pour la première fois en 1837, fut très rare et s'est seulement montrée sur deux ou trois racines pour 400; elle s'est fixée tout de suite et ses graines donnèrent des Carottes d'un rouge plus ou moins foncé. Enfin, la même année, plusieurs des racines avaient leur collet teint de violet; l'une d'elles parut si fine et si belle qu'on la replanta à part; ses produits, qui ont offert peu de racines de teinte violette, mais beaucoup de couleurs variées allant du blanc au jaune citron, furent d'excellente qualité.

S'il faut admettre qu'il y ait eu des hybridations, on voit que le mélange des couleurs a été bien particulier puisqu'en général, les variétés de Carottes jaunes, rouges ou violettes reproduisent leurs coloris sans changements de teinte; cette objection ne fut d'ailleurs pas écartée sans discussion par Vilmorin qui signale aussi dans le même mémoire, que certaines espèces (variétés) anciennes, notamment la Carotte de Breteuil, offrent fréquemment des variations de coloris des racines.

Bien qu'il soit possible de confondre dans leurs grands traits la Carotte sauvage améliorée avec la Carotte des jardins, la première se distingue par la plus grande fréquence de ses racines fourchues et fibreuses, par l'aspect chagriné de la surface des grosses racines et aussi par son port. Ses feuilles, d'un vert dur, sont étalées à la surface du sol et s'épanouissent en larges rosettes lorsqu'on leur laisse un espace suffisant; « au début des essais, dit Vilmorin, le collet était parfois si enfoncé qu'il fallait fouiller à un ou deux pouces sous terre pour le découvrir. »

Il faudrait, évidemment, faire des expériences nouvelles, peut-être sans grandes chances de succès, pour écarter complètement l'hypothèse d'une hybridation entre la Carotte sauvage avec la Carotte cultivée.

Récemment, M. Hermann Nilsson-Ehle, à Svalöf, en Suède, a été amené à considérer les caractères de coloration comme très complexes; il a expliqué des changements dans la couleur d'hybrides d'Avoines noire et blanche par la superposition de deux et même de trois pigments de nature différente, quoique ayant la même teinte; des suppositions basées sur ces données sont permises, mais doivent, avant tout, reposer sur des essais expérimentaux, qui n'ont pas encore été faits, à ma connaissance, avec les Carottes sauvages et cultivées.

On peut donc adopter comme fondée l'opinion de P.-L. de Vilmorin relative à ces changements :

« ..... entre les variations d'espèces déjà modifiées et l'amélioration première d'une plante sauvage, il existe une différence fondamentale dont il importe de se rendre compte.

« Lorsque, par des moyens quelconques, on a fait dévier une espèce de son état primitif, la race ou les races en quelque sorte artificielles qui en sont résultées sont essentiellement variables. C'est ce que nous voyons dans nos espèces jardinières qui tendent sans cesse à *jouer*, ordinairement pour dégénérer (à notre sens), c'est-à-dire retourner à leur souche première, souvent aussi, par des influences contraires et diverses (car ce phénomène est fort complexe dans ses causes comme dans ses effets), pour s'en écarter davantage ou pour subir des changements nouveaux. » La culture et les soins ne suffisent pas; un Chou sauvage pourvu d'une nourriture abondante prendra des dimensions plus fortes, des tiges plus hautes et des feuilles plus amples; on en fera un *Chou cavalier*, mais jamais un *Chou pommé*. Pour y arriver, il a fallu certainement autre chose que la nourriture et ce quelque chose est ce qui sépare la mutation des fluctuations.

Jordan a contesté les résultats obtenus par P.-L. de

Vilmorin; il a montré, en semant différentes variétés horticoles de Carottes cultivées dans un sol mal ameubli et en évitant de sarcler les jeunes plantes pour leur donner l'espace nécessaire à leur développement, que ces différentes variétés sont à peine reconnaissables par leurs racines; il a reproché à Vilmorin d'avoir négligé l'étude des feuilles, des fleurs et des fruits qui fournissent les meilleurs caractères spécifiques et qui, par conséquent, devaient être seuls envisagés.

M. Costantin[1] trouve que ces objections n'ont pas grande portée : les caractères tirés de la racine n'ont pas pour la science une importance secondaire et, en particulier, ce sont les caractères de la racine qui servent à définir les Carottes cultivées : « Mais les pratiques de la culture, ajoute-t-il, apprennent qu'il faut semer les Carottes dans des *conditions déterminées* pour leur voir prendre leurs caractères. » S'appuyant sur des expériences d'Hoffmann qui ont abouti à des transformations analogues, sur le retour constaté de la même Carotte cultivée à la Carotte sauvage en trois générations, M. Costantin déclare que le changement des caractères, « que le perfectionnement de la plante qui s'accroît à chaque génération et toujours dans le même sens prouve d'une manière manifeste que c'est toujours la même cause qui agit, cette cause étant liée intimement au changement de l'époque du semis et à l'allongement de la durée de l'existence de la Carotte ».

Il importe cependant de faire remarquer qu'on ne connaît, au point de vue de la racine, que deux états ou types de *Daucus Carota*. On n'a point vu, dans les prairies, ni sur les bords des routes, des Carottes sauvages donner régulièrement un certain pourcen-

1. *Le Transformisme appliqué à l'agriculture*. Paris, 1906, p. 172.

tage, même faible, de racines charnues et les agriculteurs savent parfaitement qu'en semant la graine de bonne qualité et non modifiée par des croisements antérieurs de toutes les variétés de Carottes cultivées, ils récoltent des milliers de racines épaisses, charnues et peu ramifiées, sans trouver de plantes répondant aux caractères de végétation de la plante sauvage. Il y a deux états nettement tranchés et il est difficile d'admettre, avant que l'expérience soit faite dans des conditions offrant des garanties suffisantes, qu'on peut facilement passer d'un état à l'autre, sans mélange des graines, ou sans mutations ni hybridations préalables.

CHAPITRE XIX

Variations sériées des caractères fluctuants.

Étude généalogique de la production d'une variété à fleurs doubles du Chrysanthème des moissons (*Chrysanthemum segetum* L.). — Étapes présentées par la fréquence des ligules : elles correspondent à des états d'équilibre définissant les genres ou les espèces dans la famille des Composées, et aussi, aux termes de la série étudiée par les mathématiciens sous le nom de série de Fabonacci. — États d'équilibre des espèces ; loi des proportions multiples reconnue pour les caractères qu'on peut traduire par des nombres.

M. de Vries a décrit (1901), sous le nom de mutation du Chrysanthème des moissons (*Chrysanthemum segetum*), un cas compliqué de fluctuations et de changements brusques qui me paraît aussi s'interpréter assez exactement avec la conception de Giard. Le problème dont il s'agit concerne la duplicature de toutes les fleurs du groupe des Composées Radiées, duplicature qui se traduit morphologiquement par la substitution partielle ou totale de fleurons ligulés aux fleurons tubulés du centre des capitules. Cette substitution peut être étudiée à deux points de vue. Si l'on tient compte seulement de la métamorphose des fleurons tubulés en fleurons ligulés, il y a, sans discussion possible, variation brusque entraînant des changements profonds dans la sexualité des fleurons ; mais on peut aussi envisager la duplicature comme une multiplication excessive de fleurons d'un type particulier aux dépens d'autres fleurons, et cette multiplication, régie simul-

tanément par les règles de la fluctuation et de la fréquence des stades d'équilibre, fournit un cas intermédiaire entre la fluctuation et la mutation.

Examinons d'abord les traits essentiels de la métamorphose des fleurons. La dissection d'une fleur composée de la Marguerite des prés (*Chrysanthemum Leucanthemum*) montre, sur un pédoncule dressé et creux, renflé au sommet, une couronne de plusieurs rangées de petites écailles verdâtres imbriquées, bordées par une membrane transparente et cornée. A l'intérieur des verticilles formés par ces écailles et en nombre à peu près constant, on aperçoit des ligules (fig. 36, *l* et *l'*) ou fleurons blancs asymétriques formés : d'un court ovaire infère surmonté d'une couronne pourvue de cinq dents qui représentent les sépales, puis d'un tube blanc, évasé latéralement et étalé ensuite en une languette très longue, à cinq nervures principales représentant les pétales colorés ; à l'intérieur du tube, on ne trouve qu'un organe, le style, long, portant deux stigmates étalés et recourbés en crosse ; il n'y a point de traces d'étamines ; les *fleurons ligulés blancs* sont donc strictement femelles et ils forment dans la plante sauvage une couronne simple. Le centre du capitule est occupé par les nombreux *fleurons tubulés jaunes* (fig. 36, *t* et *t'*) ; ceux-ci correspondent à des fleurs complètes, pourvues d'un ovaire surmonté de cinq étamines soudées par leurs anthères et formant un tube où passe le style à deux stigmates ; le tout est enveloppé par la corolle jaune régulière à cinq dents et le calice réduit à cinq bourrelets.

Les organes femelles de toutes ces fleurs sont morphologiquement équivalents ; l'avortement des étamines des fleurons blancs paraît lié à leur position externe dans la grappe qui constitue le capitule ; l'épanouissement de la corolle en une languette très développée fournit une compensation, si toute-

fois on adopte l'opinion de Geoffroy Saint-Hilaire sur le balancement organique.

La duplicature complète d'une Composée Radiée correspond à la métamorphose de tous les fleurons tubulés et hermaphrodites en fleurons ligulés et femelles; les variations qui ont ce caractère sont rares et sont dites *à fleurs pleines*; elles ne peuvent être multipliées que par boutures ou par greffes. La plupart des Composées Radiées *à fleurs doubles* présentent seulement un nombre élevé de grands fleurons ligulés recouvrant les petits fleurons jaunes qu'ils cachent aux yeux de l'observateur; cette duplicature peut donc être interprétée comme le résultat :

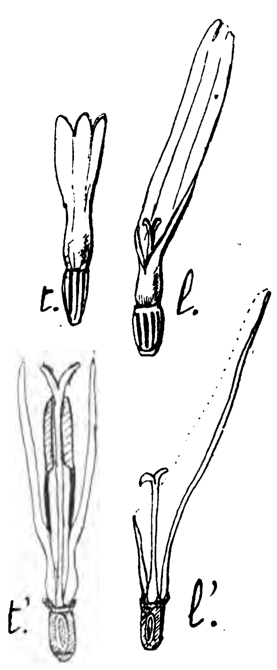


Fig. 36.

a) soit de la disparition partielle des fleurons tubulés, suivie de l'augmentation parallèle des ligules; ce mode de compensation fluctuante devra être étudié par des statistiques;

b) soit de la métamorphose de quelques-uns ou de la plupart des fleurons tubulés et hermaphrodites en fleurons ligulés et femelles; cette variation rentrera dans la catégorie des changements brusques ou mutations;

c) soit de la combinaison de ces deux processus.

Les observations de M. Hugo de Vries sur la duplicature du *Chrysanthemum segetum* montrent que, dans ce cas particulier, la transformation du type ordinaire

sauvage en type à fleurs pleines résulte de la combinaison de ces trois phénomènes et de leur superposition dans l'ordre où ils ont été cités.

Le choix du Chrysanthème des moissons, comme matériel d'expériences, ne fut pas fait au hasard ; il existe très peu de Composées Radiées, qui sont des plantes ornementales, dont on ne possède pas actuellement des variétés doubles ou pleines, surtout dans la série des Chrysanthèmes. Des essais faits avec une plante offrant déjà dans les jardins des variétés à fleurs doubles n'auraient pas permis d'écarter l'objection soit du vicinisme, soit plus simplement celle de mélanges accidentels par l'apport de graines étrangères dans les lignées à l'étude.

La semence qui a servi de point de départ fut prise dans le commerce; aussi M. de Vries consacra plusieurs années à en étudier les produits. Ils se composaient de deux types : le *Chrysanthemum segetum* des champs dont le nombre moyen de fleurons ligulés est 13 et le *Chrysanthemum segetum grandiflorum* dont le nombre moyen de ligules est 21. En 1892, lorsque M. de Vries commença ses expériences, les 97 plantes du premier semis fournirent des capitules terminaux classés ainsi :

Ligules. .	12	**13**	14	15	16	17	18	19	20	**21**	22
Capitules.	1	**14**	13	4	6	9	7	10	12	**20**	1

Pour éviter les hybridations, grosse difficulté lorsqu'il s'agit d'avoir en observation de nombreuses plantes, les cultures furent échelonnées ; deux années suffirent pour isoler le type initial à 13 ligules et, en 1895, M. de Vries sépara 6 plantes du type à 21 ligules, dont il put étudier 111 capitules répartis ainsi :

Ligules. .	13	14	15	16	17	18	19	**20**	**21**	22
Capitules.	1	3	5	4	6	11	21	**30**	**29**	1

Malgré le choix des types à 21 ligules. la moyenne ne paraît pas aussi élevée que pour les individus *grandiflorum* de 1892 ; ceci tient à ce qu'en 1892, le dénombrement fut fait seulement sur les capitules terminaux, toujours plus fournis et plus riches en ligules que les capitules latéraux examinés en 1895.

Parmi les 6 plantes précédentes, une seule fut l'objet de cultures, parce qu'elle fournit un polygone de fluctuations du nombre des ligules offrant un seul sommet pour la moyenne 21 ; les polygones des autres plantes donnèrent un sommet secondaire pour la moyenne 13-14, ce qui indiquait une hybridation antérieure avec le type 13. Les descendants de l'unique plante, choisie et autofécondée en 1895, furent étudiés chacun pour leur propre compte et la répartition suivante correspond à trois d'entre eux désignés par les lettres *a*, *b*, *c* :

Ligules. .	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
de *a* 1896.	0	0	0	0	0	2	0	3	**14**	0
b 1896.	1	1	**4**	3	2	2	0	3	**3**	0
c 1896.	0	1	1	2	2	2	3	0	3	**4**

qui fournirent, en 1897, respectivement les séries de ligules suivantes, comptées seulement sur les capitules terminaux :

Ligules.	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
a 1897 .	1	3	0	3	7	14	43	**142**	43	21	4	5	3
b 1897 .	0	0	1	2	0	2	3	**41**	4	1	**2**	0	0
c 1897 .	2	1	2	1	0	12	10	**169**	102	45	30	19	12

Ligules. .	27	28	29	30	31	32	33	34
a 1897 . .	1	0	1	0	0	0	0	8
b 1897 . .	0	0	0	0	0	0	0	0
c 1897 . .	3	1	2	1	1	0	0	1

Ces diverses lignées présentèrent des tendances distinctes ; la lignée *b* paraissait la plus homogène, mais elle correspondait aussi au plus petit nombre de capitules examinés ; c'est la lignée *c* qui donna naissance à la variété nouvelle *Chrysanthemum segetum plenum*.

Le porte-graine *c*, choisi en 1896, avait un capitule terminal à 21 ligules et ne se distinguait point par ce caractère de l'ensemble des autres plantes du lot *grandiflorum* ; il fut cultivé à part, parce que quatre de ses rameaux latéraux portaient des capitules ayant 22 ligules, ce qui indiquait une anomalie de végétation, puisque les capitules latéraux ont, en règle générale, moins de ligules que le capitule terminal. Dès la première année qui suivit son isolement (1897), il fournit des descendants ayant une moyenne de ligules bien plus élevée que les porte-graines de même origine, et, parmi ses descendants, le plus remarquable fut celui dont le capitule terminal offre 34 ligules. M. de Vries le choisit comme type extrême et, après le semis de 1898, il reconnut la nature complexe de sa descendance en groupant les plantes d'après le nombre de ligules des capitules terminant les tiges principales.

Un premier lot de plantes correspondait au sommet 26, classe qui est représentée par 30 individus ; un second lot correspondait au sommet 34 et les limites de ces deux lots chevauchaient l'une sur l'autre; enfin deux plantes offraient 46 ligules, une autre 48 ; ces trois derniers descendants montraient que la multiplication des ligules pouvait encore être augmentée.

La plante à 48 ligules fut à son tour isolée et sélectionnée; sa descendance, étudiée en 1899, fournit un polygone de fluctuations très étalé sur lequel on retrouve les mêmes sommets principaux 26, 34, 45-48, et, comme extrêmes, deux plantes à 66 et 67 ligules.

Dans cette même année (1899), le phénomène de la multiplication des ligules présenta un nouveau caractère. Jusqu'ici les ligules nouvelles résultaient de l'augmentation en nombre des fleurons externes et correspondaient en quelque sorte à la sélection des plus gros capitules, mais tous les fleurons centraux,

sans exception, étaient tubulés. On pouvait peut-être assimiler ces plantes à certaines variétés doubles, ce mot étant employé comme synonyme de grande fleur, mais on était loin du cas présenté par les variétés demi-pleines sur lesquelles les fleurons tubulés hermaphrodites ne sont presque plus visibles, car ils sont recouverts par les fleurons ligulés.

Ce fut sur les rameaux secondaires, fleurissant en septembre, d'une plante ayant en 1899 un capitule terminal à 66 ligules que M. de Vries observa pour la première fois la métamorphose de fleurons tubulés centraux en fleurons ligulés (fig. 37). La plante d'élite qui présenta ce caractère fut seule conservée comme porte-graines pour les cultures de 1900, et, de suite, elle fournit des descendants ayant tous les caractères d'une race à fleurs pleines; le nombre le plus faible des ligules des capitules terminaux fut 33; le plus élevé, 101; la moyenne correspondit à la classe 47 renfermant 4 individus; toutes les autres classes ne furent représentées que par 2 ou 1 individu, ou même par aucun, puisque l'ensemble des descendants dénombrés atteint seulement le chiffre 31.



Fig. 37.

Toutes les plantes de cette culture n'ont pas montré les caractères de fleurs pleines ; ce n'est qu'à partir de 40 ligules et au delà qu'on put observer la métamorphose des fleurons tubulés centraux en ligules;

cette métamorphose paraît donc liée au nombre élevé de ligules sur le pourtour du capitule. On peut encore mettre cette corrélation en évidence en comparant les chiffres trouvés par M. de Vries pour divers capitules :

	I	II	III
Ligules marginales.	40	53	58
— centrales.	0	3	16
Total. .	40	56	74 ;

plus le nombre des ligules est élevé, plus on observe de ces métamorphoses de fleurons tubulés centraux en fleurons ligulés. Lorsque les chiffres sont très élevés, il devient évidemment impossible de séparer les deux phases du phénomène, car la distribution des fleurons ligulés centraux est très irrégulière et on ne peut les distinguer nettement des fleurons de la couronne.

Dès 1900, il fut impossible de faire une sélection plus complète, car les plantes les plus remarquables offraient des rameaux portant jusqu'à 279 languettes et par conséquent complètement stériles ; le maximum de duplicature qu'on pouvait chercher était obtenu.

Il faut résumer les principales phases de cette expérience et discuter quelques faits accessoires. Le point de départ est une race commerciale, mélange manifeste de deux types : l'un à 13 ligules, l'autre à 21 ligules. La principale difficulté rencontrée dans l'isolement fut causée par le fait que le *Chrysanthemum segetum* est presque stérile par autofécondation ; il y a donc de nombreuses chances pour que les lignées isolées aient été hybridées quelques années auparavant. Malgré cette difficulté, en quelques générations, M. de Vries purifia le type à 13 ligules, qui correspond à l'espèce sauvage, et pour y arriver, il lui suffit d'un très petit nombre de plantes correspondant au caractère moyen 13 ligules. Le type *Chrysanthemum*

grandiflorum fut beaucoup plus difficile à isoler; certaines lignées (I*a*) offrent un polygone de variation à un seul sommet pour 21 ligules et à limites relativement rapprochées (16-24), mais on n'en a pas étudié la stabilité ultérieure; une autre lignée (I*b*) offre au contraire un domaine de variation très étendu (14-32 ligules), tout en ayant un seul sommet très accusé pour la classe 21; le choix de la lignée (I*c*) à sommet 21 n'était pas indiqué par l'étendue de son domaine de variation (14-23), mais seulement à cause de l'anomalie de végétation qui a fourni 4 capitules latéraux plus riches en ligules (22) que le capitule terminal (21 ligules). Cette lignée n'a d'ailleurs jamais été purifiée au sens strict du mot, car, en 1897 comme en 1898, les graines furent obtenues par la fécondation croisée entre quatre ou cinq des meilleurs individus de tout le lot dénombré. Seul l'exemplaire de 1899 fut strictement autofécondé, mais c'est cette même année que la métamorphose des fleurons tubulés en ligules s'est produite et elle a pu être préparée par les hybridations antérieures.

Comme on peut le voir à propos du croisement de races à caractères définis par des moyennes, il n'est pas rare (compacité des épis de Blé, coloration des fleurs du Pois de senteur et du *Datura*) que l'hybride offre des caractères dont la mesure soit hors des limites présentées par ses parents; il est possible aussi que la fécondation croisée entre les types différents, *Chrysanthemum segetum* et *Ch. grandiflorum*, soit la cause initiale de la métamorphose sexuelle qui se traduit ici par la production de fleurs doubles, sinon de fleurs pleines, comme Naudin et Godron en ont cité des exemples.

D'autre part, on ne peut nier qu'il y ait une relation, M. de Vries l'a mise en évidence, entre le nombre élevé des ligules marginales et l'apparition des ligules au centre du disque. La variation, qui paraît brusque,

puisqu'elle correspond en somme à la métamorphose d'un fleuron hermaphrodite en un fleuron femelle, a bien pu être préparée lentement dans les générations antérieures comme le suggère Giard : cette apparition serait comme la manifestation extérieure et subite d'un virage qui se prépare lentement par la multiplication croissante des fleurons marginaux.

Dans cette hypothèse, la sélection des fluctuations aurait joué un rôle, mais le résultat fut rapide ; la variation complète a eu lieu en quelques générations et la sélection du lot *Chrysanthemum segetum plenum* correspondit plutôt à une séparation de types dans un mélange qu'à l'accentuation lente et graduée d'un caractère fluctuant dans une lignée pure.

Ainsi, quelle que soit l'hypothèse à laquelle nous nous arrêtions, il y a eu un changement brusque suivi d'une transmission héréditaire aussi complète qu'on peut l'attendre d'un caractère fluctuant. On peut donc avec M. de Vries regarder l'exemple de la production du Chrysanthème des Moissons à fleurs pleines, dans ses cultures expérimentales, comme un cas bien défini de variation brusque.

Mais la discussion même de cet exemple et surtout des circonstances qui ont accompagné la métamorphose des fleurons tubulés hermaphrodites en fleurons ligulés femelles a suggéré quelques hypothèses sur la cause initiale du changement, qu'on l'envisage comme une variation de bourgeon localisée aux capitules de second ordre ou bien comme le résultat de l'action défavorable de l'hybridation sur le développement des étamines et du développement, par compensation, d'une corolle ligulée. Nous abordons ainsi le problème très important des *Causes des mutations* qui sera examiné dans le Livre suivant.

Avant d'abandonner l'exemple du Chrysanthème des moissons, il est intéressant d'insister sur les étapes par

lesquelles on est passé du capitule à 13 ligules aux fleurs pleines; les moyennes ne sont pas arbitraires et la loi de leur succession va nous renseigner à la fois sur l'existence de stades d'équilibre, et sur la signification du mot *orthogénèse* dans l'évolution des formes vivantes.

Si l'on examine les séries obtenues dans le dénombrement des ligules du *Chrysanthemum segetum* qui a fourni la variété à fleurs pleines, on peut remarquer que les différentes étapes présentées par les déviations de la moyenne ne sont pas quelconques. Les classes correspondant à 13, 21, 34, 55 ligules, figurent parmi celles dont la fréquence est la plus grande et cela, en 1892, en 1895, en 1897 et en 1899; or, les nombres 13, 21, 34 et 55 sont précisément des termes de la série de Fibonacci :

Pour obtenir un terme quelconque de cette série, il suffit d'additionner les deux nombres qui le précèdent. Les premiers termes se calculent aisément et sont :

1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144...

On peut encore former des combinaisons en sommant les termes trois à trois :

$$3 + 5 + 8 = 16$$
$$5 + 8 + 13 = 26$$

ou quatre à quatre, ce qui donne :

$$5 + 8 + 13 + 21 = 47$$

La classe 16 forme un sommet secondaire pour quelques lignées du mélange *Ch. segetum* et *Ch. segetum grandiflorum* étudié en 1895; les classes 26 et 47 jouent un rôle équivalent aux classes 34 et 55 dans la distribution des capitules des lignées qui ont donné naissance à la race *Ch. segetum plenum*.

En 1895, M. F. Ludwig, de Greiz, a montré d'une

manière tout à fait indépendante de M. de Vries que les chiffres

5, 8, 13, 16, 21, 26, 34, 47, 55

constituaient des nombres de fréquence maxima pour l'ensemble des ligules offertes par les capitules des Composées Radiées. Lorsqu'on récolte dans une station quelconque un nombre considérable de capitules, les nombres moyens des ligules correspondent toujours aux termes de cette série. Ainsi, la fréquence maximum des ligules est

5. . . .	*Achillea millefolium*, Millefeuille. *Senecio nemorensis*, Seneçon des bois.
8. . . .	*Solidago Virga aurea*, Verge d'or. *Dahlia variabilis*, Dahlia simple. *Achillea Ptarmica*, Achillée sternutatoire. *Centaurea Cyanus* (fleurons asymétriques), Bleuet, etc.
13 . . .	*Senecio Jacobæa*, Seneçon de Jacob. *Senecio silvaticus*, Seneçon des forêts. *Cineraria sp.*, divers Cinéraires. *Aster tripolium*, Aster bleuâtre, etc.
21 . . .	*Senecio erucæfolius*, Seneçon à feuilles de bruyère. *Madia elegans*. *Cineraria crispa f. rivularis*.
21, 26 et 34.	*Anthemis tinctoria*.
55	*Helianthus arvensis*, Tournesol.

L'espèce sauvage *Anthemis arvensis*, très répandue, est, pour cette raison sans doute, très polymorphe. La fréquence de la classe 8 est maxima, mais on trouve aussi des sommets secondaires pour 13, 5, 16 et 21; la variabilité est plus grande encore dans la série des Chrysanthèmes sauvages dont les fréquences maxima sont placées de gauche à droite selon leurs probabilités décroissantes :

Ch. Leucanthemum (Grande Marguerite), 21, 13, 34, 16, 26.
Ch. inodorum (Ch. inodore) . . . . . . 21, 13, 16, (34?).
Ch. segetum (Ch. des moissons). . . . 13, 17 !
Ch. viscosum (Ch. visqueux) . . . . . . 13.
Ch. Chamomilla (Camomille sauvage). 13.

L'histoire de la mutation du Chrysanthème des moissons, passant de la fleur simple à la fleur pleine, paraît donc inscrite dans la série des variations déjà présentées, à l'état sauvage ou dans la culture, par les espèces voisines du même genre, ou même par les genres voisins de la même famille. Il y a une règle de progression, une loi dans la pulvérisation du type de la fleur Composée Radiée en plusieurs types nouveaux, et cette loi est valable pour toutes les espèces, pour tous les genres qui ont la même structure florale. En examinant la fréquence des stades présentés par le même caractère fluctuant, on prévoit la liste courte et précise des étapes qui peuvent apparaître dans l'évolution du groupe.

Ainsi, se précise et s'accentue la notion d'états d'équilibre, comparables à ceux des corps chimiques d'une même série ou d'une même famille, par lesquels peuvent passer rapidement ou lentement les descendants de lignées dont la parenté remonte très haut dans les périodes géologiques ou dans les siècles passés.

Nous retrouvons à un degré plus élevé et plus complexe, mais aussi net, la tendance déjà constatée à propos des mutations de la Bourse à pasteur. *Capsella Viguieri*, *Tetrapoma barbareifolia* et *Holargidium Kusnetzowi* sont des Crucifères à fruits à 4 valves, alors que les fruits à deux valves sont la règle pour la famille; les chiffres 2, 4, sont les caractéristiques simples de la famille des Crucifères, comme la série 5, 8, 13, 21, etc, renferme les caractéristiques des Composées Radiées.

Le but des recherches de ce siècle doit être la découverte des relations simples qui caractérisent les groupes de formes végétales et animales; on pourra sans doute en déduire des lois analogues à celles des proportions multiples et des combinaisons définies qui, d'après Berthollet et Proost, régissent les affinités et les métamorphoses des corps chimiques.

LIVRE VI

LES MUTATIONS EXPÉRIMENTALES

(Hybridations et Mutilations.)

CHAPITRE XX

Mutation ou Hybridation.

Ancienneté de l'explication des mutations par des hybridations préalables; nouveautés obtenues par M. Bateson et Miss Pnnnett. — Retour atavique à des Orges sauvages d'hybrides entre formes d'Orges cultivées; anomalie héréditaire des Orges à capuze ou à barbe trifurquée (*Hordeum trifurcatum*); hybrides stables obtenus par Rimpau. — Lés Hybridmutations de M. Tschermak et la Cryptomérie. — Relation entre la parenté des espèces croisées et les irrégularités dans la combinaison et la disjonction des caractères.

L'idée de ramener toutes les variations brusques à des hybridations entre variétés d'une même espèce ou même entre des espèces différentes est ancienne; Linné donna cette explication lorsqu'on lui montra la *Peloria* (prodige) ou Linaire pélorée : ce monstre pouvait bien être un hybride de la Linaire vulgaire avec la Jusquiame ou le Tabac. Cette supposition provoque actuellement le sourire, mais il faut avouer que Linné ne pouvait préjuger des résultats acquis ultérieurement par les longs et pénibles travaux de Koelreuter, de Gaertner, de Naudin et de Mendel. Les

deux premiers surtout ont montré, par des expériences décisives et répétées, que les hybrides entre des genres différents sont très rares et presque toujours stériles ; les derniers ont établi la règle des disjonctions des caractères accompagnées du retour aux parents après quelques générations ; ils ont montré combien il était difficile, sinon impossible, d'obtenir des formes nouvelles et stables par l'hybridation seule.

On connaît cependant plusieurs exemples bien étudiés de nouveautés obtenues par hybridation et sur lesquels il ne peut y avoir de doute ; ces cas sont bien tranchés et s'expliquent, pour la plupart, par la combinaison de caractères mendéliens complexes dont les éléments, dispersés sur l'un et l'autre parent, doivent se recombiner pour être visibles. Charles Naudin en a donné le premier exemple bien interprété ; il obtint un hybride à fleurs bleues de *Datura* en croisant entre elles des variétés ou des espèces à fleurs blanches de ce genre.

Récemment, en Angleterre, M. Bateson a proposé l'explication suivante de la production de nouveautés après un croisement. En combinant par hybridation deux variétés de Pois de senteur (*Lathyrus odoratus*) à fleurs blanches, E. R. Punnett avait observé dans la descendance des Pois de senteur à fleurs rouges qui ont depuis conservé ce caractère ; ce fait semblait d'autant plus inexplicable que dans le croisement des Pois de senteur à fleurs rouges et blanches, c'est la couleur rouge qui domine ; en admettant que ces croisements suivent les règles de Mendel et que le caractère fleur rouge est un caractère simple s'accouplant avec le caractère fleur blanche, les Pois de senteur à fleurs blanches possédant le caractère récessif doivent être purs en ce qui concerne la couleur des fleurs et ne peuvent fournir, dans aucun cas, de descendants à fleurs rouges. M. Bateson fit remarquer que la colo-

ration rouge des fleurs qui résulte du développement d'un pigment rouge soluble, l'anthocyanine, dans les cellules des pétales, est sans doute un phénomène complexe, nécessitant pour apparaître, par exemple, la présence simultanée dans le suc cellulaire d'une certaine quantité d'acide A d'une part, et d'une certaine proportion de tannin ou de sucre S d'autre part. Certaines variétés de Pois à fleurs blanches peuvent provenir de la diminution de la quantité d'acide *a* au-dessous du taux A, d'autres, de la diminution de la quantité de sucre *s* au-dessous du taux S, d'autres encore de l'action combinée de ces deux diminutions ; elles pourront être représentées, en ce qui concerne leurs caractères, par les symboles :

(A *s*) (*a* S) (*a s*).

Les croisements de variétés à fleurs blanches (A *s*) ou (*a*S) avec (*a s*) sont pratiquement les plus fréquents et correspondent à des combinaisons de caractères où l'on trouve réunis les éléments :

A*as*, ou bien *a*S*s*,

qui donnent toujours des fleurs blanches. Mais, si les variétés croisées ont des formules de constitution correspondant précisément aux deux premières combinaisons, il se formera dans leur descendance des individus renfermant :

A*sa*S, ou *a*SA*s*, au moins AS,

c'est-à-dire, d'après l'hypothèse, des plantes à fleurs rouges ; il n'y a pas de raisons d'ailleurs pour que ces plantes à fleurs rouges ne donnent pas naissance à des lignées conservant ce caractère dans le semis.

Si cette explication est exacte, comme la production de variétés blanches par la disparition de l'antocyanine est très fréquente, on doit en trouver d'autres exemples, soit en croisant entre elles d'autres variétés blanches de Pois (*Pisum*), de Haricots (*Phaseolus*),

soit en combinant d'autres variétés colorées de ces mêmes espèces; le nombre des cas analogues réunis depuis dix années est assez considérable pour justifier l'hypothèse de M. Bateson. Les récents travaux de Miss Wheldale (1909) et de M. Erwin Baur (1910), sur les associations de coloris sur les fleurs des Mufliers (*Antirrhinum*) et de leurs variétés, confirment cette hypothèse qui fournit une explication claire et simple de nombreuses irrégularités présentées par la descendance des plantes à fleurs striées.

J'ai eu l'occasion de suivre, depuis 1906, la descendance de croisements, qui ont fourni aussi l'apparition d'un caractère nouveau; il s'agit des hybrides de l'Orge à grains nus (*H. distichum nudum*) avec les espèces d'Orges à deux ou à six rangs à grains enveloppés (*H. distichum nutans* et *erectum*, *H. tetrastichum pallidum*).

Les grains de l'Orge cultivée sont presque toujours enveloppés par les glumelles qui s'appliquent exactement sur la surface extérieure de l'ovaire et y adhèrent au point qu'on ne peut les en détacher sans rompre les tissus. Il existe d'autre part dans les collections botaniques une Orge à deux rangs à grains nus, répandue aussi dans la culture aux environs de Belgrade sous le nom de Holiak; ses grains lisses et libres dans les balles sont analogues à ceux du Blé et gros comme eux, mais ils en diffèrent par leurs pointes très aiguës. L'origine de l'Orge à grains nus ne paraît pas très reculée; on n'en trouve aucune trace dans les catalogues du XVIIe siècle et Linné l'a citée, pour la première fois, en 1753, dans son *Species plantarum*. Outre les caractères du grain, elle diffère beaucoup des autres variétés cultivées par sa paille grosse et friable très sujette à la verse, par ses épis très lâches et par sa grande précocité.

En croisant cette forme d'Orge, qui est une bonne

espèce bien tranchée avec les variétés cultivées en France, j'ai obtenu des combinaisons de la plupart des caractères différentiels, et souvent aussi des disjonctions que ne faisait point prévoir la règle de Mendel ; mais il m'a été possible d'isoler, en plus, des hybrides qui diffèrent des parents par le caractère très important de la *fragilité des rachis* ou axes des épis. Lorsque, à maturité, on détache un grain des épis hybrides, le rachis se brise au point d'attache du grain ; souvent même la rupture se fait spontanément par la désarticulation des fragments du rachis qui se trouvent en nombre égal à celui des grains. Cette particularité, caractéristique de l'ensemble des Orges sauvages (*Hordeum murinum*, *H. spontaneum*), n'existe jamais dans les Orges cultivées ; on conçoit en effet que la sélection a dû éliminer de la culture toutes les Céréales à épis fragiles dont on ne pourrait faire la récolte sans perdre la plus grande partie des grains.

La réapparition de ce *caractère atavique* au sens propre du mot (il est probable que nos Orges cultivées dérivent de l'*H. spontaneum*, forme sauvage des coteaux arides de l'Asie Mineure) est certainement due à l'existence du caractère à l'état latent ou mieux, dissocié dans l'Orge à grains nus, car je n'ai trouvé jusqu'ici de cas de fragilité du rachis que dans les croisements où l'Orge nue intervient, soit directement, soit par des combinaisons antérieures. Si le rachis ne se brise pas dans ces dernières formes, c'est que le grain libre dans les glumelles tombe avant que l'épi ne soit complètement desséché ; il suffit que le croisement avec une forme à grains enveloppés entraîne l'adhérence totale ou partielle du grain avec ses enveloppes pour que la dessiccation prolongée détermine la fragmentation du rachis par un processus analogue à celui qui provoque la chute des fleurs non fécondées de la plupart des arbres fruitiers.

La fragilité du rachis des épis d'Orges est encore

très fréquente dans les hybrides de l'espèce monstrueuse *Hordeum trifurcatum* Schübeler, qui donne d'ailleurs, elle aussi, des grains nus. On n'a de documents sur cette dernière espèce que depuis 1830, date à laquelle Lindley la cite dans une collection anglaise sous le nom de Blé de Tartarie; à cette époque, elle était assez répandue dans l'Inde où on la cultivait pour son grain; ses caractères monstrueux la firent décrire sous plusieurs noms différents (*H. himalayense trifurcatum* Irmisch, *H. cœleste trifurcatum* Seringe, *H. Aegiceras* Royle) dont le plus connu est celui d'Orge du Népaul (Nepaul Barley) qui lui a été donné par Hooker.

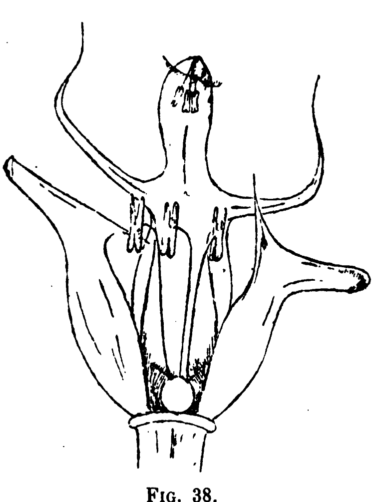


Fig. 38.

Le caractère propre à cette espèce et aux formes qui en dérivent est la substitution à chaque barbe qui termine l'enveloppe dorsale des grains d'un organe pédonculé, très court et en forme de casque, désigné en allemand par le mot « Kapuze » (fig. 38). Les bords latéraux et la pointe antérieure de ce casque se relèvent d'ordinaire et se prolongent par une courte arête ayant la forme d'une petite barbe, d'où le nom d'*Orges trifurquées*, à barbes offrant trois branches, donné au groupe. Après le développement de la fleur qui donnera le grain, il se produit, dans le fond de la capuze, un bourrelet épais qui se différencie et donne de petites

écailles, des étamines au nombre de 2 à 6, et un ou même plusieurs ovaires ; en somme, il naît après le développement du grain principal, sur l'extrémité de la glumelle externe, un véritable épillet monstrueux renfermant une ou deux fleurs à trois étamines et à un seul ovaire, caractères propres à la fleur des Graminées. Ce mode de bourgeonnement est extrêmement rare dans le règne végétal et il est absolument inconnu dans la famille en dehors du cas cité ; il n'y a aucun doute que cette anomalie soit apparue subitement et qu'elle se soit transmise sans retours, parce que les espèces d'Orges sont généralement autofécondées.

Nous avons déjà dit que l'Orge trifurquée présentait aussi les caractères de l'Orge à grains nus et qu'elle possédait, comme elle, à l'état latent ou dissocié, la qualité de donner des épis à rachis fragile lorsqu'on la croise avec les Orges cultivées à grains enveloppés. Rimpau, qui a réalisé le premier un assez grand nombre d'hybridations avec cette espèce, a réussi à en obtenir plusieurs hybrides stables dont la découverte, il y a vingt ans, a provoqué une certaine émotion parmi les sélectionneurs. En particulier, le croisement de cette espèce avec l'*Hordeum Steudelii*, (Orge à deux rangs, à grains enveloppés, barbue et noire dont les épillets latéraux sont complètement avortés), a donné une série de formes dont sept au moins se sont transmises avec des caractères nouveaux, intermédiaires entre ceux des parents, mais cependant assez distincts pour en être séparés très facilement par les observateurs les moins prévenus.

On sait actuellement, par les travaux de M. Biffen et je l'ai vérifié moi-même récemment, qu'un certain nombre de ces hybrides suivent plus ou moins rigoureusement les règles de Mendel ; ils correspondent à des associations stables de caractères visibles sur les parents et, par conséquent, indépendants. Mais il est



certain aussi qu'on obtient, en plus, des formes définies par des caractères intermédiaires, des nouveautés au sens propre du mot et j'en ai obtenu, pour ma part, un certain nombre auxquels on peut appliquer, à juste titre, la désignation d'hybridmutantes. Telles sont celles dont les capuzes sont portés par des barbes de deux centimètres au lieu d'être sessiles.

M. Erik Tschermak, professeur à l'Ecole supérieure d'Agriculture de Vienne, a attiré l'attention en 1903, puis en 1905, sur ce processus de la production de caractères nouveaux; il annonçait, à cette époque, qu'il pensait avoir la preuve que des mutations dues à l'hybridité étaient fréquentes dans les croisements de Pois, de Haricots, de Giroflées et de nombreuses races de Céréales : selon lui, ces hybridmutations donnaient naissance à de nouvelles races ou à de nouvelles variétés, mais pas à des espèces élémentaires comme celles de l'*Œnothera Lamarckiana* de M. de Vries. Les caractères nouveaux dus à l'hybridation (Kreuzungsnova) suivaient d'ailleurs, en partie, les règles de Mendel et se comportaient, tantôt comme dominants, tantôt comme récessifs; M. Tschermak expliqua leur formation par la latence (cryptomérie) de propriétés qui apparaissent tout à coup à la suite de la fécondation étrangère.

Beaucoup de variations brusques peuvent avoir cette origine. Celles qu'a étudiées M. Tschermak se classent en deux catégories : les unes fournissent de nouvelles variétés stables, les autres correspondent à des variétés instables. Aux premières appartiennent l'apparition de la couleur rouge sur les fleurs de l'hybride résultant du croisement d'un Pois à fleurs pâles ou blanches (*Pisum arvense* à fleurs roses avec un *Pisum sativum* à fleurs blanches); l'obtention de grains ridés à la suite du croisement de variétés à grains ronds des deux espèces de Pois (*P. arvense*, *P.*

sativum); la production de races d'Orges à six rangs (*H. hexastichum*), par la combinaison de l'Orge éventail à deux rangs et de l'Orge trifurquée à quatre rangs. Ces exemples s'expliquent sans aucune difficulté par l'analyse complète des caractères des espèces croisées dont on ne donne, dans les ouvrages, qu'une description insuffisante ou incomplète. Les croisements suppléent à l'imperfection de nos procédés d'examen; ils font mettre en évidence, dans la description des plantes parentes, des caractères qu'on pourrait regarder, selon l'expression de Giard, comme étant sur le point de « virer ».

Les variétés instables obtenues par M. Tschermak correspondent, pour la plupart, à des mélanges de coloris mal définis qui se traduisent par la panachure des fleurs et les marbrures des graines, ou encore à des mélanges de caractères fluctuants tels que la taille. Le croisement de formes à gousses claires de *Pisum sativum* et *P. arvense* lui a donné des variétés instables à gousses couvertes de ponctuations brunes ou de marbrures; Mendel avait déjà reconnu l'irrégularité des disjonctions hybrides des Haricots à grains colorés ou dérivés du croisement de formes naines avec des formes géantes; un bon nombre des hybrides d'Orges obtenus par Rimpau en 1894 et revus par M. Tschermak en 1905 rentrent dans cette catégorie. C'est pour ces formes que l'on peut réellement dire que l'hybridation produit des nouveautés (*nova*) et M. Tschermak remarque, à juste titre, que celles-ci apparaissent surtout lorsque les parents des hybrides diffèrent entre eux à un certain degré assez considérable.

En suivant la descendance d'hybrides sériés entre différentes espèces d'Orges cultivées, j'ai pu mettre en évidence (1909), que la parenté plus ou moins grande entre les espèces croisées peut être appréciée par la

plus ou moins grande régularité avec laquelle se fait la disjonction de couples de caractères qui suivent strictement la loi de Mendel lorsqu'on combine entre elles des variétés de la même espèce ne différant que par ce couple de caractères [1].

Dans presque toutes les espèces d'Orges cultivées, on trouve des variétés à grains portant des épines sur les nervures dorsales et des formes à graines lisses; lorsqu'on croise entre elles les variétés lisses et épineuses de l'espèce *Hordeum distichum nutans*, la disjonction suit les règles de Mendel; il y a dominance complète des épines à la première génération; les descendances de seconde génération se répartissent en 75 p. 100 de plantes à grains épineux et 25 p. 100 de plantes à grains lisses; il en est de même si l'on croise entre elles deux variétés à grains lisses ou épineux de l'espèce *H. distichum erectum*. La dominance est incomplète et la disjonction ultérieure est plus irrégulière si l'on croise entre elles des variétés lisses et épineuses appartenant aux deux espèces *H. d. nutans* et *H. d. erectum*. Les irrégularités sont graves si l'on croise entre elles l'espèce *H. distichum nutans* α à grains lisses et l'espèce *Hordeum nudum* à grains épineux; or, nous avons vu que ce dernier croisement donnait aussi naissance au caractère nouveau et héréditaire de la fragilité du rachis de l'épi.

Plus récemment encore, M. Gard (1910) en étudiant des hybrides entre différentes espèces élémentaires de *Cistus* a été conduit à des résultats analogues ; dès la première génération, les différences dans la dominance de certains caractères d'espèces sont très accusées selon les groupements. Ainsi, la plupart des fleurs des Cistes ont 5 sépales, celles des espèces *C. ladaniferus, C. monspeliensis* n'ont que 3 sépales; en faisant des croisements entre ces types, l'auteur a

1. *C. R. Académie des Sciences*. Paris, 1909.

obtenu des hybrides qui ont, au point de vue de la structure des fleurs, des tendances très différentes :

	Fleurs étudiées	réparties en 3	4	5	6 sépales.
C. ladaniferus × *C. hirsutus* . . .	62	0	8	**52**	2
C. laurifolius × *C. monspeliensis*.	44	**23**	16	5	

Or, le polymorphisme des *Cistus* a fait admettre que dans ce genre le nombre des formes nées à la suite

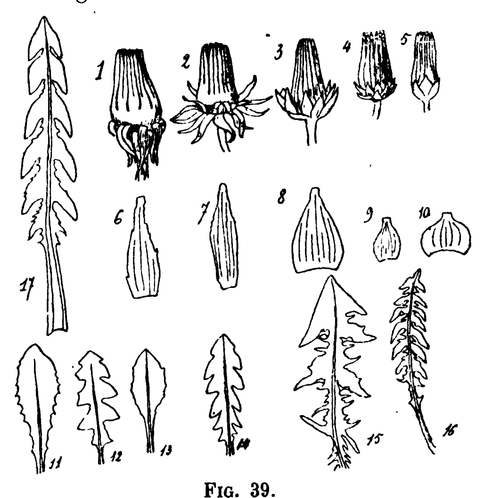


FIG. 39.

d'hybridations est très considérable. Föcke, dans son ouvrage sur les Hybrides, en a cité un très grand nombre, et M. Bornet, qui les a étudiés en France, les a comparés, à juste titre, aux espèces jordaniennes.

On peut enfin, par des hybridations préalables, expliquer le polymorphisme des genres de Composées dont Naegeli et d'autres auteurs ont décrit des formes stables par milliers. Des travaux récents[1] ont

1. Résumés dans le *Bulletin scientifique de France et Belgique*, t. XLII, 1909, par BLARINGHEM, sous le titre *Parthénogénèse des végétaux supérieurs,* pp. 113-170 et 18 figures.

mis en évidence la fréquence de la parthénogénèse dans ces groupes de végétaux dits *polymorphes*, tels que les Épervières (*Hieracium*) et les Pissenlits (*Taraxacum*) (fig. 39)[1]. Il est probable que l'hybridation est la cause initiale des changements observés dans la croissance des cellules sexuelles ou de celles qui s'y substituent; M. Strasburger a montré par des travaux cytologiques remarquables que la parthénogénèse des Alchimilles, en particulier, dérivait de l'hybridation d'espèces très communes et cependant homogènes.

On a voulu étendre cette règle à tous les cas de polymorphisme, mais on n'en a pas de confirmation précise; de même, tous les cas de parthénogénèse connus ne paraissent pas pouvoir s'expliquer par des hybridations et il faut, dans le cas des Fougères apogames par exemple, les attribuer à la variation brusque, déclanchée d'ailleurs par l'action plus ou moins immédiate du milieu.

1. La figure 39 représente quelques capitules (1 à 5), des bractées (6 à 10) et des feuilles de rosettes (11 à 17), par lesquels M. Ostenfeld a distingué les formes élémentaires de Pissenlits du Danemark, avant d'en étudier la parthénogénèse.

CHAPITRE XXI

Hybrides de greffe.

Complexité du problème : changements dus à des mutilations ; plantes chimères et panachure infectieuse. — Caractères de la panachure des Malvacées et en particulier des *Abutilon* ; leur transmission par la greffe aux Abutilons à feuilles vertes. — Expériences de Morren, de M. Lindemuth, de M. Erwin Baur ; conclusions relatives à la transmission d'un virus infectieux par l'écorce, se développant seulement dans les cellules jeunes et grâce à l'action de la lumière. — Panachure du *Pelargonium zonale*, héréditaire et sectoriale ; caractères qui s'expliquent par l'individualité des zones de croissance dérivées de jeunes cellules spécialisées. — Les Hybrides de greffe classiques : l'Oranger *Bizarria*, le Cytise d'Adam, le Néflier de Bronvaux. — Plantes chimères obtenues par M. Winkler : *Solanum tubingense*, voisin de *Solanum nigrum* ; *S. proteus*, voisin de la Tomate, *S. Lycopersicum*. Action probable des mutilations.

La question des hybrides de greffe est très discutée actuellement, tant à cause de l'indécision des faits qui sont invoqués en faveur d'une influence réciproque du sujet sur le greffon que de la complexité des phénomènes désignés sous ce nom et qui correspondent en réalité au moins à trois catégories différentes.

On a décrit en effet comme variations dues à la greffe les changements de croissance ou de développement végétatif qui s'observent souvent lorsqu'on fait croître un greffon sur une plante qu'on n'a pas coutume de prendre comme sujet ; ces modifications sont bien nettement des variations dues au changement de nutrition ; elles n'affectent que rarement les organes

floraux et sexuels des plantes, variations qui rentrent dans la catégorie des changements produits par les mutilations dont il sera question au chapitre suivant.

Il reste encore deux groupes d'hybrides de greffe au sens propre du mot; l'un renferme les cas les plus étranges, tels que l'Oranger-Citronnier *Bizzaria*, le *Cytisus Adami* et le Néflier de Bronvaux qui nous paraissent trouver une explication par les Plantes-chimères que M. Winkler a obtenues récemment par la greffe de divers *Solanum;* l'autre concerne la panachure infectieuse, dont MM. Erwin Baur[1] et Lindemuth nous ont fait connaître le mécanisme; nous allons commencer cette étude par l'exposé du dernier cas.

C'est M. E. Lemoine, horticulteur à Nancy, qui signala le premier à la Société Impériale et centrale d'Horticulture de France en 1869, que la panachure d'un Malvacée originaire de l'Extrême-Orient, l'*Abutilon striatum* Dichs, se communiquait par la greffe aux plantes vertes du même genre. Morren, la même année, puis M. Lindemuth en 1870, donnèrent quelques renseignements sur la contagion de cette sorte de maladie, mais l'étude de cette question ne fut faite avec soin que dans ces dernières années.

Morren avait reconnu que la variété panachée *Abutilon striatum Thompsoni*, greffée sur l'espèce *A. striatum*, ou sur des espèces différentes *A. venenosum* et *A. vexillarium*, non seulement gardait son caractère de plante panachée, mais le communiquait aux sujets, aux bourgeons et aux rameaux développés loin du point d'insertion de la greffe; seules, les feuilles déjà formées à l'époque du greffage ne prenaient point le caractère du greffon. Morren découvrit en même temps l'existence d'espèces et de

1. Profpbastarde. *Biolog. Centralblatt*, t. XXX, 1910.

sortes plus ou moins résistantes; l'*Abutilon Tomelianum* du Mexique, par exemple, montra pendant quelques mois après la greffe des traces de panachure qui ne tardèrent pas à disparaître; il a fallu greffer plusieurs *A. arboreum* pour trouver sur les sujets quelques feuilles panachées à larges taches qui, elles aussi, ont disparu rapidement; les *A. Martini*, *Pattersoni*, *vitifolium* présentèrent la même résistance; mais cette résistance paraissait être l'exception.

M. Lindemuth, dans une petite brochure parue en 1872, a complété ces documents; il décrivit 13 espèces et variétés d'Abutilons sensibles à la panachure, tandis que les genres voisins, *Malva*, *Hibiscus*, *Malvaviscus* résistèrent parfaitement, exception faite de quelques rares cas d'infection de la Mauve. D'après cet auteur, le changement qui a donné naissance à l'*Abutilon Thompsoni* serait une simple variation de bourgeon, apparue sans greffe préalable et pour des causes inconnues en Angleterre, sur des pousses ou des rejets de l'*Abutilon striatum;* ce serait une sorte d'altération morbide des chloroleucites.

La maladie, puisqu'il faut provisoirement la désigner ainsi, n'est pas héréditaire; toutes les graines récoltées sur les plantes panachées donnent, sans exception, des plantules vertes, et les plantes qui en dérivent sont vertes elles aussi, si bien que toutes les plantes panachées du genre *Abutilon*, très utilisées depuis vingt ans pour l'ornementation des massifs, proviennent toutes, soit de boutures, soit de greffes. Quand une plante verte a été infestée par la greffe d'un bourgeon de plante panachée, on peut enlever le bourgeon greffé, tous ceux qui se développent à partir de ce moment présentent la panachure infectieuse au même degré que si on l'avait laissé; il apparaît de temps à autre sur les plantes ou les bou-

tures panachées des retours à feuilles vertes, mais ces retours eux-mêmes ne sont pas stables.

L'opinion que cette maladie était une sorte de chlorose a prévalu, et on la désigne actuellement par le nom de Chlorose infectieuse, bien qu'on ne puisse la comparer à la Chlorose de la Vigne, puisque ni le milieu extérieur, ni le sol, ni la lumière ne paraissent la modifier, la favoriser ou en accélérer le progrès. Elle attaque un très grand nombre de végétaux, comme l'a montré M. Erwin Baur qui fit, de 1904 à 1907, des séries de recherches sur les *Abutilons* et les Cytises, les Troènes, les Frênes et les Sorbiers, dont les variétés à feuilles panachées offrent des caractères plus ou moins analogues à ceux qu'on a découverts sur les Malvacées. On n'a pu déceler au microscope, pas même à l'aide des techniques les plus perfectionnées, les traces du parasite qui causerait la maladie et, s'il existe, il doit être de très petite taille; on n'a pas réussi davantage à provoquer la panachure ni l'infestion par l'injection d'extraits obtenus en dilacérant et en pressant les tissus mous des plantes panachées. La seule méthode qui permet de transmettre la maladie, et qui réussit chaque fois, consiste à greffer un bourgeon panaché sur une plante verte.

Cependant, le virus (ou le microbe) qui produit la panachure est surtout localisé dans les taches blanches des feuilles, car on peut l'éliminer progressivement en découpant avec soin toutes les taches au fur et à mesure de leur apparition; les feuilles qui se développent sur le même rameau, huit à quinze jours plus tard, sont moins atteintes et, par la répétition de ce procédé, on réussit à obtenir des feuilles complètement vertes. Un autre moyen consiste à faire développer certains bourgeons à l'obscurité; les feuilles qui se développent sur eux restent jaunes par suite de l'étiolement; si on place ensuite ces plantes à la lumière, lorsque leurs feuilles sont étalées et jaunes, la

lumière ne tarde pas à les rendre vertes et la chlorophylle se développe sur toute la surface sans laisser de plages blanches. Il semble donc prouvé que le virus ne peut se développer que dans les jeunes cellules et grâce à l'action de la lumière solaire.

M. E. Baur a réussi encore à limiter la contagion par la décortication annulaire précédant la croissance des rameaux, expérience qui montre que le virus (ou le microbe) se propage uniquement par l'écorce des tiges; son opinion est que la contagion se fait par un virus, corps chimique d'organisation complexe qui modifie, à la façon des toxines dans la théorie d'Ehrlich, le développement embryonnaire des cellules qui donnent naissance aux feuilles.

Il faut se garder de confondre le mécanisme et la nature de ces changements avec la panachure non infectieuse que présente le *Pelargonium zonale.* Les variétés de *Pelargonium zonale* à feuilles vertes bordées de blanc sont héréditaires et il en existe même des races qui ont des feuilles exclusivement blanches et incapables de vivre, puisqu'elles n'assimilent point, si on ne prend pas soin de les greffer comme de véritables parasites, sur d'autres *Pelargonium* à feuilles vertes; mais dans ces conditions, les rameaux albinos croissent, deviennent vigoureux, portent des fleurs et des fruits. Les plantes ainsi formées constituent des plantes-chimères qui peuvent d'ailleurs apparaître spontanément dans les différentes variétés de *Pelargonium* comme des variations de bourgeons.

L'étude anatomique des feuilles des variétés à feuilles bordées de blanc a fourni à M. E. Baur l'explication de ces variations brusques et de leur transmission héréditaire; en examinant des coupes longitudinales de jeunes bourgeons et de jeunes feuilles, il reconnut que les couches périphériques de cellules ne renferment pas de chromatophores et donnent tou-

jours naissance par leurs divisions à des cellules dépourvues de pigment (fig. 40, A,*a* et B,*b*); la couche de cellules décolorées n'apparaît pas lorsqu'elle est superposée à des cellules à chloroleucites qui sont vues par transparence, mais on l'aperçoit en examinant seulement les bords décolorés et blancs des feuilles dont l'aspect est dû à l'absence complète de tissu chlorophyllien sous-jacent.

On trouve aussi parfois des rameaux de *Pelargonium zonale* formés par la croissance simultanée d'une zone cylindrique verte et d'une zone cylindrique blanche ayant pour base des secteurs complémentaires de la section du rameau; le complexe vit par la seule assimilation de la zone verte qui nourrit la zone blanche (fig. 40, *c.*). L'étude anatomique de l'extrémité des bourgeons qui donnent ces Chimères sectoriales montre que le point végétatif se compose de deux secteurs sphériques complémentaires, l'un vert, l'autre blanc, dont les divisions cellulaires simultanées fournissent des files de cellules longitudinales, génératrices des zones vertes ou des zones blanches.

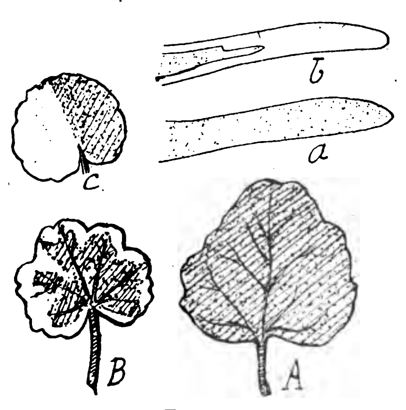


FIG. 40.

On s'explique maintenant sans difficultés l'hérédité de la panachure des *Pelargonium* à feuilles bordées de blanc. Les cellules sexuelles proviennent de la division de cellules périphériques et sous-épider-

miques du bourgeon terminal qui se comporte comme une Chimère superficielle ; elles donnent naissance à des embryons ayant exactement les caractères des couches de cellules dont ils dérivent; si le bourgeon qui porte les fleurs est une Chimère sectoriale, les ovules nés sur la zone verte de la plante donnent des plantules exclusivement vertes, les ovules nés sur la zone blanche du même rameau, des plantules exclusivement albinos; les portions-limites de ces zones fournissent des transitions plus ou moins variées.

M. Erwin Baur a poussé cette étude plus loin encore; il a étudié les hybrides nés de la combinaison sexuelle de plantes vertes et de plantes à feuilles bordées de blanc ou même complètement blanches ; il a obtenu par ce procédé des plantules qui constituent, à un certain âge, des complexes variés de tissus blancs et verts. Cette expérience permet à elle seule d'expliquer l'origine de la plupart des cas d'hérédité instable des plantes à feuilles et à fleurs panachées, ou encore, les disjonctions étranges dont nous allons maintenant rappeler brièvement l'histoire.

Gallesio, dans son *Étude sur les Citronniers*, raconte que le jardinier qui a produit la fameuse Orange *Bizarria*, moitié Citron, moitié Orange, l'avait obtenue par semis et l'avait ensuite greffée ; la greffe périt, mais les rejets développés sur le sujet donnèrent des arbustes portant des feuilles, des fleurs et des fruits identiques, en partie à ceux de l'Orange amère, en partie à ceux du Citron de Florence ; parfois même, les caractères de ces deux espèces se trouvaient réunis sur le même fruit de diverses façons, d'où le nom de *Bizarria*, donné à ces anomalies ; l'arbuste fut seulement propagé par boutures et par greffes, et on ne sait rien de l'hérédité par le semis des graines.

Le *Cytisus Adami* a une origine plus récente, mais

aussi incertaine; il a été décrit par Prévost, pépiniériste à Rouen, en 1830, et les exemplaires qu'il en possédait lui avaient été vendus, en 1829, sous le nom de Cytise à fleurs roses; souvent et subitement, cette forme, dont il existe encore de nombreux exemplaires, donne côte à côte des branches portant les fleurs du Cytise ordinaire à fleurs jaunes (*Cytisus Laburnum*) et des branches du Cytise à fleurs pourpres (*C. purpureus*), beaucoup plus petites et d'un caractère très particulier. D'après Adam, qui l'a obtenu et multiplié par greffes avant de l'introduire dans le commerce, cette variation dériverait d'un rameau très vigoureux et très différent des autres, apparu subitement sur un Cytise pourpre.

Le Cytise d'Adam a été l'objet de nombreuses recherches depuis un demi-siècle; les variations les plus curieuses sont celles de ses grappes, où l'on trouve côte à côte des fleurs rose-foncé, jaunes et pourpres; parfois aussi la disjonction se produit dans la fleur même dont certains pétales sont violets, d'autres jaunes ou roses. Les fleurs qui offrent le mélange des teintes sont complètement stériles, même si elles s'épanouissent dans le voisinage du *C. Laburnum* et du *C. purpureus*; mais les branches qui ont fait un retour complet à l'une ou à l'autre espèce donnent des graines fertiles; on a aussi remarqué que les grappes à fleurs jaunes sont plus fertiles que les grappes à fleurs rouges.

Les graines de ces grappes, qui ont été semées par Herbert et d'autres, ont donné des retours complets et sans déviation aux espèces auxquelles elles paraissent appartenir, si bien que le Cytise d'Adam est, jusque dans sa descendance, une véritable mosaïque, composée des éléments propres à deux espèces très différentes du genre *Cytisus*.

Beaucoup d'auteurs ont refusé d'admettre l'explication, d'ailleurs insuffisante, de la variation de bour-

geon qu'Adam dit avoir observée; la plupart considèrent cette plante comme un véritable hybride d'espèces avec disjonction immédiate des caractères, dont Naudin a donné plusieurs exemples; les autres, plus nombreux depuis une dizaine d'années, y voient un exemple net de ce qu'ils nomment un hybride de greffe.

A première vue, la stérilité des grappes de fleurs qui présentent les caractères mélangés, est en faveur de l'hypothèse fournie par les partisans d'une hybridation (Naudin, H. de Vries) entre *C. Laburnum* et *C. purpureus*, car certaines fleurs anormales sont presque doubles, avec avortement complet du gynécée et avortement partiel de l'androcée; mais l'existence possible d'hybrides de greffe qui vient d'être nettement établie dans ces dernières années permet d'interpréter, avec une clarté suffisante, les explications fournies par Adam.

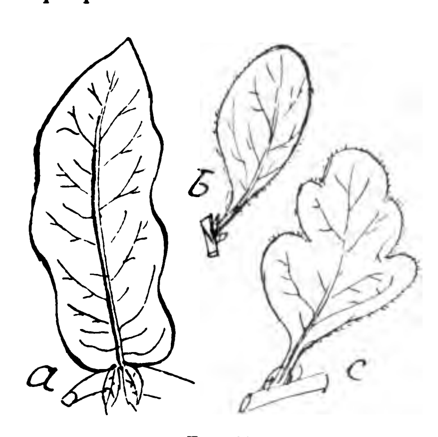


Fig. 41.

Les partisans de l'obtention par la greffe du *Cytisus Adami* donnent, à l'appui de leur opinion, la découverte, par M. Dardar, du *Néflier de Bronvaux*, qui présente, réunis sur le même arbre, les caractères du Néflier et de l'Aubépine (fig. 41, *a*, feuille se rapprochant de celle du Néflier; *b*, feuille intermédiaire; *c*, feuille se rapprochant de celle de l'Aubépine). J'en ai vu de très beaux exemplaires chez

M. Allard, à Angers, qui en a donné la description dans le *Bulletin de la Société dendrologique de France;* ces arbustes singuliers portent simultanément des fruits gros comme des Nèfles, des fruits plus petits et d'autres analogues à ceux de l'Aubépine. M. Allard croit à la production par la greffe de cette plante monstrueuse, mais il n'en a point de preuves ; les fruits sont tantôt rouges, tantôt gris, tantôt lisses, tantôt rugueux, et cela sur des arbustes ou sur des branches différentes ; la disjonction des caractères sur les arbres que j'ai vus porte à la fois sur la taille, la forme des fruits et des feuilles, caractères qui, lorsqu'ils sont combinés par hybridation, fournissent aussi des séries de formes intermédiaires. Récemment, M. Daniel en fournit un autre exemple très curieux, celui du Poirier-Cognassier de Saint-Vincent, à Rennes.

La seule plante Chimère, réalisée expérimentalement sans qu'on puisse avoir des doutes sur son origine, est le *Solanum tubingense* de M. Winkler, obtenu, en 1907, à Tubingen par la greffe de la Morelle noire (*Solanum nigrum*) sur la Tomate (*S. Lycopersicum*) et qui se multiplie par boutures sans difficultés. Cette plante présente une association des caractères de ces deux espèces, en particulier la plupart des caractères floraux de la Morelle, les poils et fréquemment la forme des feuilles de la Tomate (fig. 42; *n*, feuille de *Solanum nigrum*; *c*, feuille chimère de *S. tübingense* identique, à gauche, à *S. nigrum*, à droite, à un fragment de feuille de Tomate). Elle est aussi fertile que la Morelle noire et chaque fleur se développe, après autofécondation, en un fruit plein de graines ; quelques fleurs sont parthénocarpiques, c'est-à-dire qu'elles nouent, malgré l'absence de fécondation ; mais, en ce cas, leurs graines ne vien-

1. Ueber die *Solanum* Profpbastarde (1908).

nent pas à maturité. Les semis des graines du *Solanum tubingense* n'ont fourni jusqu'ici que des plantules du type *Solanum nigrum*; on voit donc que la modification obtenue par la greffe ne présente aucune transmission héréditaire.

M. Winkler reprit ses essais en 1908 et donna

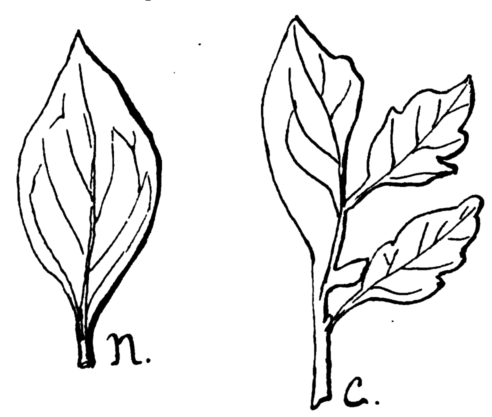


FIG. 42.

quelques détails sur les circonstances dans lesquelles ils réussissent; il greffa le bourgeon terminal de la Tomate sur *Solanum nigrum*, puis il provoqua par la décapitation de la greffe de Tomate le développement de nombreux bourgeons adventifs sur le bourrelet de réunion des deux espèces. Parmi les nombreux rejets qui présentaient, les uns, les caractères de la souche, les autres ceux du greffon, deux pousses adventives eurent des caractères intermédiaires, mais plus voisins cette fois de ceux de la Tomate. Le *Solanum proteus*, ainsi obtenu, a mérité son nom par la multiplicité des formes des feuilles qu'on peut observer sur lui et qui sont toujours plus voisines de celles

1. *Weitere Mitteilungen über Profpbastarde.* Iéna, 1909, p. 342.

de la Tomate que des feuilles de la Morelle noire; par ses fleurs jaunes et par ses fruits, il rappelle la Tomate dont il dérive. On ne sait encore rien du semis de ses graines, mais dans quelques retours végétatifs, il se rapproche toujours de la Tomate, jamais de la Morelle noire. Dans les mêmes expériences, il apparut quelques bourgeons ayant donné des *Solanum Darwinianum*, *S. Kœlreuterianum*, *S. Gaertnerianum*, les deux premiers plus voisins de la Tomate, le troisième du *Solanum nigrum*.

Après la discussion des circonstances qui ont déterminé la production de ces hybrides de greffe, M. Winkler ajoute : « Mes plantes se comportent, non pas comme de vrais hybrides de greffe, mais comme des mutations de bourgeons, des « sports ». En particulier, le *Solanum Gaertnerianum* diffère si peu de l'un des parents que l'on pourrait le considérer comme tel, d'autant plus que Blaringhem a montré récemment que, par des blessures violentes, on provoque assez fréquemment des pousses qui ont le caractère de mutations. Or, tous nos hybrides de greffe n'apparaissent qu'après un traumatisme important[1]. » C'est donc dans les changements provoqués par les mutilations qu'il nous faut chercher des preuves de la possibilité d'obtenir artificiellement des formes nouvelles, avant de discuter les arguments fournis par les partisans de l'hybridation sexuelle, ou par les partisans de la greffe directe des tissus[1], pour expliquer les plantes chimères.

1. Voir sur ce point les travaux de M. Daniel, professeur à la Faculté des Sciences de Rennes, en particulier *la Crise viticole et le Greffage* (1908-1910).

CHAPITRE XXII

Anomalies et Traumatismes.

Essais de Tératologie expérimentale de Geoffroy Saint-Hilaire, Dareste, Lereboullet, sur les Oiseaux et les Poissons ; l'Hétéromorphose. Cas de l'Ammonite *Arietites* transformée en *Aegoceras* après une blessure ; les tissus jeunes ou bourgeonnants se prêtent seuls à ces essais. — Production artificielle de feuilles de Fougères bifurquées, trifurquées ou crêtées, de racines et de tiges fasciées ; Mélèzes fourchus des hautes montagnes ; rejets anormaux après la coupe des forêts. — Production expérimentale des anomalies sexuelles du Maïs ; leurs relations avec les fascies ; influence du degré et de l'époque de la mutilation.

Sous le titre de *Mutation et Traumatismes*[1], j'ai publié, en 1907, les résultats de six années d'expériences complétés par des observations nombreuses et des documents empruntés à d'autres auteurs, avec le but de mettre en évidence deux points très importants concernant l'origine des anomalies héréditaires. J'ai montré d'abord que les mutilations violentes, qui souvent détruisent l'individu, déterminent parfois le développement de rejets dont tous les organes, tiges, feuilles, fleurs et fruits offrent des déviations considérables aux types spécifiques et constituent de véritables monstruosités ; j'ai constaté ensuite l'hérédité partielle de quelques anomalies graves et l'hérédité complète de plusieurs anomalies légères ;

1. *Action des traumatismes sur la variation et l'hérédité* (Mutation et Traumatismes). Lille, mars 1907, et F. Alcan, 1908.

celles-ci sont l'origine de variétés nouvelles et stables.

Depuis 1907, j'ai continué à faire des essais dans ce sens, soit avec le Maïs (*Zea Mays*), qui fut l'objet principal de mes efforts au début de mes recherches, soit avec d'autres plantes cultivées ou sauvages telles que l'Orge (*Hordeum distichum* et *H. tetrastichum*) la Nigelle (*Nigella damascœna*), divers Pavots (*Papaver somniferum* et *P. involucrata*), de nombreuses espèces de Tabac, de Choux, de Courges, etc. Dans tous les cas, j'ai réussi à provoquer l'apparition d'un grand nombre de monstruosités, dont plusieurs n'avaient point encore été décrites, et, dans quelques cas, j'en ai obtenu des formes stables et nouvelles.

L'idée que les mutilations peuvent être utilisées avec succès pour provoquer le développement de formes anormales est répandue depuis longtemps. C'est elle qui a guidé Geoffroy Saint-Hilaire et Dareste dans leurs essais sur les déformations expérimentales des Poulets en incubation, Lereboullet, dans ses études sur les monstruosités du Brochet et, plus récemment, M. Loeb et ses élèves dans leurs travaux sur l'Hétéromorphose. M. Bateson aussi a décrit plusieurs cas de régénérations accidentelles désignées par Giard sous le nom de *Régénérations hypotypiques* parce qu'elles présentaient souvent les caractères d'ancêtres présumés. On en a même trouvé des exemples en Paléontologie animale et Neumayr reproduit dans son *Introduction à l'étude des animaux fossiles*[1] la figure d'une Ammonite dont la coquille présente, dans la portion jeune, les caractères d'un *Arietites* à carène dorsale et, dans la portion âgée, les caractères d'un *Aegoceras* sans carène, monstre dont l'origine est attribuée par Quenstedt, qui l'a décrite, à la régénération de la coquille brisée accidentellement. « Aucun paléontologiste, ajoute Neumayr à ce propos,

1. *Die Stämme des Thierreiches*, Wien, 1889, p. 114.

n'aurait pu imaginer que cet exemplaire d'*Arietites* aurait pu se rapporter à la même espèce que l'*Aegoceras capricornum nudum* du Lias wurtembergeois. »

Les exemples de déviations aux caractères de l'espèce dues à des régénérations irrégulières sont assez nombreux dans le règne animal, mais ils se rencontrent presque exclusivement dans les groupes capables de bourgeonner ou de se multiplier par fragments, tels que les Hydres et les Annélides ; ils sont plus rares chez les Crustacés et les Insectes, où ils semblent localisés à la période de l'existence qui correspond aux mues ; les Batraciens à métamorphoses et quelques Reptiles dont la croissance est extrêmement lente en fournissent aussi quelques cas. On ne peut les observer dans les groupes dont les tissus ont perdu la qualité de se régénérer, perte qui a lieu durant la période embryonnaire chez les Oiseaux et les Mammifères ; aussi les essais de Geoffroy Saint-Hilaire et de Dareste ont donné seulement des résultats avec des embryons très peu développés, ou avec des œufs en incubation. Pour la même raison, les Végétaux, et surtout les espèces vivaces, herbacées ou ligneuses, sont les organismes vivants les plus favorables à des expériences méthodiques de cette sorte. En voici quelques exemples qui montrent clairement le mécanisme de ce que nous pourrons appeler la Tératologie expérimentale.

La feuille ou fronde des Fougères croît lentement ; née d'un mamelon qui se développe à la surface du sommet végétatif du rhizome, elle présente d'abord l'aspect d'une lame hérissée latéralement de pointes légères qui sont les ébauches du lobe terminal et des lobes latéraux de la fronde. La Langue de Cerf (*Scolopendrium vulgare*) est une espèce sauvage des murs et des rocailles peu éclairées dont le limbe ne présente pas de lobes latéraux ; ses feuilles n'ont donc

qu'une seule pointe (fig. 43, S. *v.*), enroulée en crosse comme celle de toutes les jeunes feuilles de Fougères ; on peut sans difficultés en obtenir des feuilles bifurquées ou trifurquées. Il suffit, comme l'a montré en 1906 M. Figdor, et j'ai répété cette expérience très souvent (fig. 60), de détacher en *aa* avec des ciseaux fins l'extrémité de la fronde sur le point de se dérouler pour que la pointe régénère rapidement et donne deux lobes (fig. 43, *S. v. b.*) ; quelques mois plus tard, on peut de nouveau enlever les pointes de l'un ou l'autre de ces lobes et on obtient une feuille à trois pointes; en mutilant les deux lobes, on obtient des feuilles à quatre pointes, et ainsi de suite. L'expérience peut se prolonger si les conditions climatériques n'interrompent point la croissance; elle ne réussit plus avec les feuilles âgées, de couleur vert foncé, ni avec les frondes sur lesquelles sont apparus les bourrelets qui deviendront les sores de sporanges; mais les feuilles anormales à deux et trois pointes obtenues artificiellement portent bientôt, si on les laisse croître, des sores fructifières sur toute la surface du limbe, entier ou bifurqué. L'expérience, qui est très facile avec le Scolopendre, réussit aussi, comme je m'en suis assuré, avec le Polypode vulgaire dont les frondes

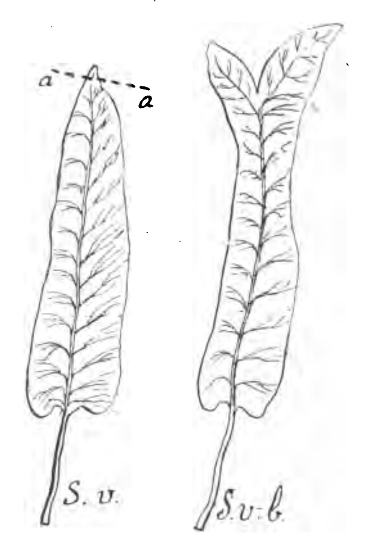


FIG. 43.

sont découpées ; on en obtient des feuilles doubles ou crêtées d'un aspect curieux ; mais jusqu'ici je n'ai pu avoir aucune indication sur la transmission héréditaire du caractère apparu après la mutilation (voir p. 30 et 77).

Les jeunes racines, surtout celles qui se développent dans l'eau et dont la zone de croissance atteint une longueur de deux centimètres, sont des organes doués d'une grande activité régénératrice dont on peut à volonté obtenir toutes sortes de déformations. En 1903, des botanistes italiens, MM. Lopriore et Coniglio, ont établi qu'on réussissait à déterminer la fasciation des racines secondaires de Haricots (*Phaseolus vulgaris*), de Fèves (*Vicia Faba*) et de Maïs (*Zea Mays*), cultivés sur des solutions salines, en supprimant l'extrémité des racines principales avec un instrument assez tranchant pour ne pas écraser les cellules voisines de la plaie.

Nous avons vu, à propos de la régénération des tiges de *Epicea* et d'autres Conifères, qu'Errera (p. 138) a insisté sur l'influence retardatrice, et même inhibitoire, du bourgeon terminal qui par sa présence, empêche la croissance normale des bourgeons secondaires voisins ; cette règle est très générale pour les végétaux supérieurs et les horticulteurs l'utilisent chaque jour, soit pour la taille convenable des arbres fruitiers, soit même pour la reprise des greffes ; avant de greffer les petits écussons sur les sujets, opération qui réussit bien au mois d'août, ils ont coutume « d'arrêter la sève » en juin, c'est-à-dire de tordre et de rouler les jeunes pousses du sujet en une touffe serrée pour les empêcher de croître. Si on les laissait se développer librement, leur action inhibitoire sur les bourgeons inférieurs plus jeunes et en particulier sur le greffon en empêcherait la croissance en les affamant ; mais si le jardinier supprimait de suite toutes les branches, il est probable que les bourgeons

adventifs de la tige du sujet, en meilleur état que le bourgeon greffé, se développeraient et nuiraient à leur tour à la croissance du greffon; la reprise d'une greffe dépend de l'équilibre de sève ascendante qu'on réussit à maintenir par des tailles ou par des mutilations appropriées entre les deux organismes qu'on veut réunir. M. Daniel, professeur à la Faculté des sciences de Rennes, a beaucoup insisté sur ces notions dans sa Théorie des *Capacités fonctionnelles* (1894-1910).

Il est possible, Errera l'a montré pour les Conifères, de provoquer le développement simultané de deux bourgeons latéraux en supprimant la flèche ou l'axe principal à un moment convenable ; il suffit de choisir le stade où deux des rameaux secondaires de la couronne supérieure sont équivalents et plus vigoureux que leurs voisins. Cette circonstance est assez rare dans les forêts des plaines, mais j'en ai constaté les effets sur plus du cinquième des Mélèzes qui croissent à 1.800 mètres, et au delà, dans la haute vallée de l'Isère ; on peut expliquer cette particularité par la fréquence de la suppression des axes principaux, tués par les grands froids et les ouragans en haute montagne, combinée à la lenteur de la croissance durant le printemps ou l'automne et à la rapidité de l'allongement pendant la très courte période d'été, circonstances qui régularisent le développement des rameaux secondaires. Lorsque les Mélèzes sont plus âgés, les deux flèches dressées se soudent et il est difficile, sinon impossible, de les distinguer des tiges fasciées, si on n'examine pas avec soin les traces laissées au pied des arbres par les rameaux secondaires. La difficulté est d'autant plus grande qu'*a priori*, les mêmes circonstances paraissent déterminer aussi le développement des pousses fasciées.

Sachs a réussi (1856) à provoquer artificiellement le développement de véritables tiges fasciées en sup-

primant de très bonne heure la jeune tigelle dans les graines du Haricot ornemental à fleurs rouges (*Phaseolus multiflorus*) en voie de germination; la majeure partie des bourgeons adventifs qui naissent à l'aisselle des cotylédons donnent naissance à des rameaux aplatis, si l'on a soin de faire la section de la tigelle à une époque où les cotylédons sont encore charnus et remplis de réserves amylacées. M. Goebel interprète cette expérience, dans son *Organographie végétale* (1898), comme il suit : « les fascies résultent de ce que la sève est amenée plus rapidement et avec une plus grande intensité à un bourgeon latéral qui jusque-là n'en recevait qu'une faible partie ou pas du tout. »

J'ai fait sur ce point de nombreuses observations et plusieurs séries d'expériences. La suppression des bourgeons terminaux est fréquente dans les opérations horticoles et dans l'aménagement des forêts; toutefois l'abondance des rameaux fasciés ou à feuilles condensées ne paraît pas toujours aller de pair avec l'importance de la mutilation. Il y a des différences selon les espèces en expérience; les Saules, les Peupliers, les Érables, les Faux-Acacias, les Tilleuls et les Noisetiers taillés très court ou abattus donnent naissance à de nombreux rejets fasciés; ceux-ci sont rares sur les souches des Chênes, des Bouleaux et des Charmes. Parmi les premiers arbres cités, les Saules et les Peupliers sont particuliers aux sols humides et leur végétation commence de très bonne heure; les Érables et les Faux-Acacias, les Tilleuls et les Noisetiers sont classés parmi les arbres et les arbustes les plus vigoureux, et qui donnent le plus de feuilles; leur bois à peine dur traduit l'abondance de la sève ascendante qui les parcourt durant la belle saison ; les Chênes, les Bouleaux, les Charmes croissent lentement, ont des feuilles petites, des branches noueuses, à pousses courtes.

Les plantes herbacées telles que le Tabac, le Tour-

nesol, le Lin, le Sarrasin, la Moutardelle, les Campanules, les Épinards, les Courges, les Choux, donnent de nombreux rejets fasciés qui sont rares sur les Oignons, les Pois, les Pommes de terre, et ici les différences sont en rapport avec la rapidité de la croissance des tiges de ces espèces et aussi avec leur mode de ramification.

En étudiant les forêts en exploitation des environs de Paris et du nord de la France, j'ai pu en outre me convaincre que, dans un même domaine et pour des essences identiques, il y a une époque où la section donne des anomalies nombreuses. Certaines zones d'abatage sont très riches en pousses nouvelles fasciées, d'autres en sont presque complètement dépourvues; les premières correspondent à des coupes récentes faites au début du printemps ou, plus rarement, très tôt à l'automne précédent, les secondes correspondent à des coupes faites pendant l'hiver durant la période d'arrêt de végétation. L'ensemble de ces données suffirait à établir l'influence considérable de l'époque de la mutilation sur le développement des rejets monstrueux, mais j'ai réussi à en montrer l'importance par des expériences très rigoureuses portant sur des milliers de plantes d'une espèce annuelle à croissance rapide, le Maïs.

Parmi les Graminées, la tribu des Maydées (renfermant *Zea Maÿs*, *Coïx Lacryma*, *Euchlæna mexicana* et quelques autres espèces) se distingue par la répartition en grappes de ses fleurs à sexes différents. Aux extrémités des tiges se développent les panicules (fig. 45) d'épillets mâles composés de deux fleurs (fig. 44, *m.*) à trois étamines; sur les ramifications secondaires croissent les épillets femelles sessiles (fig. 44, *f*), enveloppés dans une glume dure ayant la forme d'une perle dans le *Coïx*, enchâssés dans la base charnue des rameaux dans l'*Euchlaena*, et ras-

semblés en un épi distinct, épais, cylindrique dans le Maïs (fig. 46).

Plusieurs auteurs, dont G. Krafft et M. O. Penzig, ont décrit et étudié des anomalies des panicules terminant les tiges du Maïs, résultant de la présence simultanée de fleurs mâles et femelles (type A, fig. 47) ou de fleurs femelles sur les grappes ramifiées (type B, fig. 47) ou encore de fleurs femelles groupées sur un axe unique (type C, fig. 48). J'en ai obtenu par centaines en coupant les tiges principales du Maïs au ras du sol peu de temps avant l'épanouissement de la grappe florale; quelques semaines après la section, il se développe des rejets terminés pour la plupart par des grappes offrant la métamorphose de fleurs mâles en fleurs femelles fertiles.

Il est facile d'observer ces anomalies et d'en faire un dénombrement exact. En comparant aux lots témoins, ensemencés dans les mêmes conditions et avec la même semence, les lots dont j'avais coupé la tige principale horizontalement au ras du sol, ou encore fendu la tige principale de haut en bas en laissant les feuilles capables de transpirer et d'assimiler, ou enfin tordu la tige de façon à provoquer seulement un arrêt momentané de croissance, j'ai pu reconnaître que ces trois modes de mutilations, cités ici dans l'ordre d'importance décroissante, fournissent des pourcentages décroissants de panicules anormales.

Expériences de 1903 :

Mutilation.	Mortalité pour 100 plantes opérées.	Pieds normaux.	Pieds anormaux.	Pieds anormaux pour 100 survivants.
Section transversale .	21	15	49	76,5
— longitudinale.	12,5	39	32	45,0
Torsion	0	49	19	28,0
Témoins.	0	77	3	3,75

L'anomalie, c'est-à-dire la métamorphose des épil-

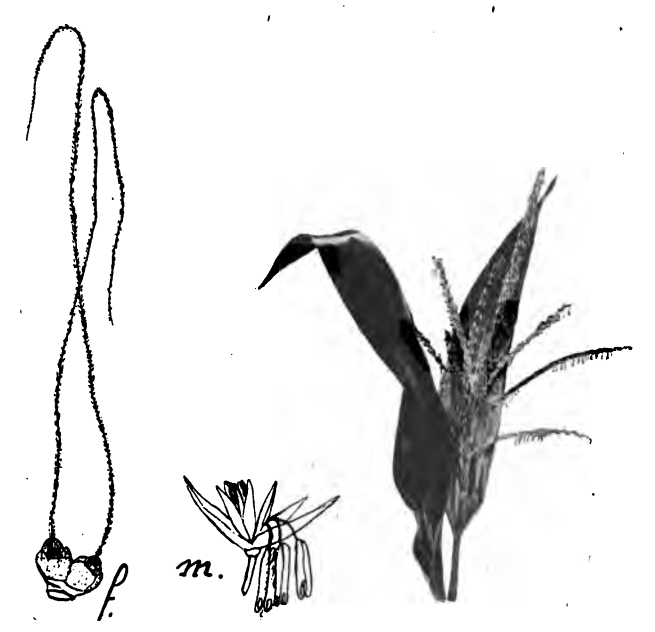


FIG. 44.

FIG. 45.

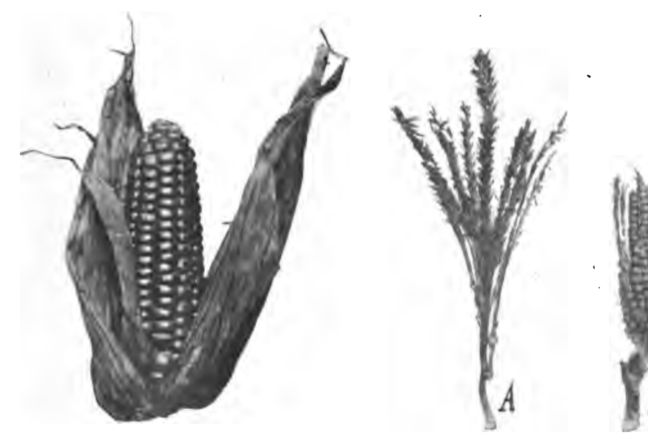


FIG. 46.

FIG. 47.

lets mâles en épillets femelles, est plus ou moins complète et ses degrés se succèdent dans l'ordre suivant :

Panicule mâle (fig. 45), panicule mâle et femelle A, grappe femelle ramifiée B (fig. 47) et axe unique couvert de fleurs femelles C (fig. 48).

Or, l'intensité de la métamorphose dépend moins de la violence de la mutilation (évaluée par le pourcentage des plantes mortes) que de l'époque à laquelle cette mutilation a lieu :

Influence de l'époque de la section transversale sur l'intensité et l'anomalie des panicules :

Section faite sur 30 plantes, le	Plantes vivantes.	Rejets à inflorescence terminale normale.	type A.	type B.	type C.
1er juillet 1904. . . .	17	21	4	2	0
18 — — . . .	16	13	7	2	1
2 août 1904	11	4	2	6	3
17 août 1904.	7	0	0	7	4
24 juin 1905.	21	19	7	3	2
12 juillet 1905. . . .	18	14	12	5	1
29 — —	14	3	7	9	5
12 août 1905.	11	0	1	3	5

Il me reste maintenant à dégager de ces faits, contrôlés durant plusieurs années sur le Maïs, les conclusions qui permettent l'extension des règles qui en découlent à d'autres végétaux plus ou moins différents. On se rend compte très facilement que la métamorphose sexuelle par laquelle la grappe terminale mâle du Maïs est remplacée par des grappes chargées de fleurs femelles est toujours en corrélation directe avec le groupement plus compact des rameaux ; on sait, de plus, évaluer avec une grande précision la compacité d'une grappe florale par la formule :

$$D \text{ (compacité)} = 10 \frac{a}{l}.$$

où a représente le nombre de rameaux étagés sur la longueur l exprimée en centimètres.

Dans la série des essais faits en 1904 et en 1905 avec le Maïs de Pensylvanie, j'ai pu relever les différences de compacité suivantes :

Compacités.	5	10	15	20	25	30	35	40	TOTAL.
Panicules normales.	38	**51**	11						100
— du type A.	21	15	**24**	19	16	5			100
— du type B.	0	5	23	**38**	15	7	12		100;

d'où il résulte que la métamorphose croissante des panicules du Maïs correspond à l'accentuation de la compacité, c'est-à-dire de la fascie (p. 142).

On peut encore pousser plus loin l'analyse de ces expériences. Sur les grappes du type A, qui offrent un mélange de fleurs mâles et de fleurs femelles, la métamorphose sexuelle des épillets mâles en épillets femelles est d'autant plus complète que les épillets sont plus serrés les uns contre les autres. Si l'on étudie la compacité des portions mâles et des portions femelles des mêmes rameaux, on obtient, en effet, les séries de chiffres :

Compacité	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Portions mâles. .	2	6	9	17	15	**23**	13	7	5	3		
Portions femelles.				1	2	5	8	15	**31**	23	12	3

Ainsi l'extrême condensation des grappes, qui correspond à l'état accentué de fasciation, entraîne l'hypertrophie et la succulence des axes qui deviennent charnus; elle détermine en même temps la métamorphose sexuelle des épillets mâles en épillets femelles. C'est évidemment la meilleure nutrition des épillets développés sur les axes charnus qui les fait évoluer en épillets femelles, et la nourriture mise à la disposition de chacun d'eux est doublée dans le cas du Maïs, puisque, des deux fleurs femelles qui constituent l'épillet mâle une seule se développe en fleur femelle par suite de l'extrême condensation des épillets et le manque de place.

Il n'a été question jusqu'ici que des grappes rami-

fiées mâles, du type A, et du type B. Il me reste à établir que la grappe uniaxe du type C, dont la structure est identique à celle de l'épi latéral femelle, représente un état de condensation des fleurs encore plus accentué que pour les grappes A et B. On peut le constater par la seule mesure des compacités; mais on s'en rend compte encore en remarquant qu'à chaque ramification des grappes femelles du type B, qui portent quatre rangées de graines, correspondent seulement deux rangs de graines sur la grappe réduite à un axe. La condensation exprimée non plus par le nombre apparent des fleurs développées, mais par le mode de groupement des faisceaux vasculaires qui aboutissent aux épillets doit être doublée. Ainsi, chaque fleur femelle de l'épi latéral normal du Maïs ou de la grappe terminale du type C, correspond à l'ensemble des faisceaux vasculaires qui aboutissent à quatre fleurs mâles.

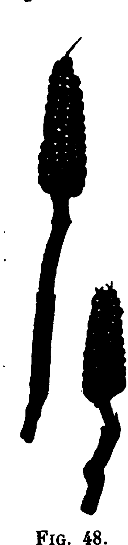


FIG. 48.

La métamorphose sexuelle des fleurs mâles en fleurs femelles pour la production de grappes terminales A et B de Maïs est donc la conséquence de la condensation extrême des bourgeons, c'est-à-dire de la production de fascies. Les applications qu'on peut en faire à d'autres végétaux susceptibles de fournir des fascies sont valables.

CHAPITRE XXIII

Sexualité et Mutations.

Changement de sexe des Palmiers, des Cucurbitacées, du Papayer après des mutilations. — Expériences sur le Maïs; origine des variétés *Zea Mays pseudo-androgyna*, *Spinacia oleracea polygama*, stables, offrant des caractères sexuels nouveaux. — Études de M. Klebs relatives aux conditions qui favorisent le développement végétatif ou la préparation sexuelle chez les Champignons et les Algues, puis chez les Végétaux supérieurs. — Rôle des mutilations dans la métamorphose des pièces florales des Joubarbes et la production de lignées à caractères héréditaires nouveaux. — Circonstances autres que les mutilations qui provoquent le changement de sexualité; hybridations et parasites. — Castration parasitaire; travaux de M. Magnin et de M. Vuillemin sur les plantes, de M. Pérez et de Giard sur les animaux. — Parallélisme entre les mutantes et les formes sexuelles d'une même espèce.

Les changements produits par les mutilations n'affectent pas souvent les fleurs, mais, dans la plupart des cas où celles-ci sont modifiées, on peut constater le changement de sexualité de quelques-uns ou de tous les organes reproducteurs.

Les premières observations relatives à la métamorphose sexuelle des plantes à la suite de traumatismes sont très anciennes. Certaines pratiques des Arabes qui cultivent les Palmiers dattiers (*Phœnix dactilifera*) dans le Sud algérien semblent reposer sur cette action. Le Dattier est un arbre dioïque dont on obtient par le semis une forte proportion de pieds mâles; on ne reconnaît leur sexualité qu'à la floraison, lorsque les

arbres sont vigoureux et complètement développés; ils constituent alors une perte appréciable par la place qu'ils occupent sans donner de fruits. D'après MM. Hariot et Davaul, « les habitants des oasis du Sud algérien admettent que l'homme peut intervenir pour changer le sexe d'un Palmier; le procédé consiste à déchirer toutes les feuilles des pieds âgés de deux et trois ans, de façon que la nervure médiane soit fendue en deux, depuis le milieu jusqu'à la gaine foliaire »; les jeunes plantes mâles mutilées donneraient des plantes femelles. La réussite est d'ailleurs incertaine et ne dépasserait pas 50 p. 100, les fruits obtenus par ce procédé seraient petits et de qualité médiocre; enfin les formes locales paraissent plus ou moins favorables à ces essais, car, dans le Djérid, un tiers à peine des indigènes croient à l'efficacité de ce procédé qui serait appliqué beaucoup plus souvent dans le Souf.

Quelques observations paraissent confirmer cette explication hypothétique; un botaniste hongrois, M. J. Klein, a observé le développement de chatons de fleurs femelles après la section de têtes de Saules ne portant auparavant que des fleurs mâles; M. Haacke a décrit et figuré des termes de passage entre des fleurs mâles et des fleurs femelles observées sur un Saule Marsault (*Salix capræa*) taillé très court. Giard a signalé, d'après Blavet, le changement de sexualité d'une Cucurbitacée exotique, *Thladianta dubia*, après en avoir fragmenté les tubercules; le seul fait d'avoir transplanté les pieds âgés dans un jardin a fait, d'après Spegazini, apparaître des fleurs hermaphrodites et mâles sur des individus femelles de trois espèces de La Plata (*Trianosperma ficifolia*, *Dioscorea bonariensis*, *Clematis Hilarii*).

Les premières expériences sérieuses sur cette question sont récentes. M. E. Bordage, en 1898, a décrit comment il a trouvé le procédé de changer le sexe du

Papayer commun (*Carica Papaya*). Cet arbre dioïque est assez répandu dans l'île de la Réunion; ayant observé qu'un jeune arbre mâle de cette espèce, dont la tige avait été cassée net au moment où il allait fleurir, avait donné deux bourgeons femelles, M. Bordage fit l'expérience sur d'autres arbres et reconnut que cette opération devait être pratiquée avant l'éclosion des premières fleurs, sur des arbres vigoureux et disposés à fleurir dès la première année; la rapidité de la croissance des arbres et l'époque de la section influencèrent beaucoup les résultats des essais.



Fig. 49.

J'ai repris ce problème, en 1903, avec le Maïs, et les résultats positifs ont été exposés au chapitre précédent; le même succès a été obtenu avec le Chanvre (*Cannabis sativa*) dont plusieurs pieds mâles ont fourni des fleurs hermaphrodites, avec la Mercuriale (*Mercurialis annua*) et l'Épinard (*Spinacia oleracea*) femelle dont j'ai cultivé des lignées à fleurs de différents types. Mes essais avec la Mercuriale n'ont pas été continués à cause de la difficulté de l'élevage de lignées pures de cette espèce sauvage qui abonde dans tous les jardins; mais j'ai réussi à isoler et à sélectionner en vue de ce caractère d'hermaphroditisme plusieurs lignées pures et stables de Maïs et d'Epinards à fleurs hermaphrodites[1].

Les graines récoltées sur une panicule de Maïs du type B (fig. 49), développée après la section de la tige principale en 1902, m'ont fourni, en 1903, 28 plan-

1. Blaringhem. *Mutation et traumatismes*, p. 126 et suivantes.

tes vivantes dont 20 offraient des anomalies sexuelles analogues à celles de la plante mère. Plusieurs d'entre elles suivies en seconde, en troisième et en quatrième génération ont donné des lots, dont les pourcentages de plantes offrant ces déformations oscillaient entre 11 et 50 p. 100.

C'est en suivant l'une de ces lignées que j'ai découvert, puis isolé, la variété stable et nouvelle *Zea Mays* var. *pseudo-androgyna*. L'hermaphroditisme de cette variété est purement morphologique; l'examen des épis latéraux à l'époque où les stigmates sont prêts à la fécondation ne permet pas d'y trouver la trace des étamines, même sur des coupes minces étudiées au microscope; le développement des étamines est tardif, il correspond à l'époque où l'ovaire fécondé atteint sa taille maximum et où l'albumen, de couleur jaune pâle, commence à durcir. Ces étamines sont écrasées entre les grains voisins et leurs anthères verdâtres, étalées à la base et rétrécies à la pointe, ont la forme d'un fer de lance; jusqu'ici, malgré mes efforts, je n'ai pu y découvrir de pollen, quoique, en certaines années, j'aie observé des anthères allongées de près d'un centimètre de long ayant tous les caractères extérieurs des anthères des fleurs mâles du Maïs.

Ces particularités ont d'abord été observées sur un seul épi des cultures de 1904. Elles n'ont pas été remarquées à la récolte qui eut lieu à l'automne; c'est seulement en février 1905, en détachant les grains pour préparer les lots des semailles nouvelles, que j'ai constaté à la base de la plupart des fruits la présence d'appendices de couleur brune portés par de grêles filets. Tous les épillets n'étaient pas hermaphrodites au même degré; ceux de la pointe et de la base de l'épi avaient des étamines bien visibles, les épillets du milieu de l'épi en présentaient parfois de très réduites, mais 79 d'entre eux n'en montrèrent pas de traces, même à la loupe.

Malgré cela, les graines de cet épi, accompagnées ou non d'étamines, fournirent presque toutes des plantes portant des épillets pseudo-hermaphrodites et, à la troisième génération, le caractère nouvellement apparu était visible sur tous les descendants :

I 1904 Épi avec 122 graines ⚥ et 79 ♀

		Graines plantées.	Plantes obtenues.	Plantes à fleurs ⚥	Hérédité %
		—	—	—	—
II	1905	125	113	97	86
III	1906	100	91	91	100

Depuis, chaque année, j'en ai élevé plusieurs lots qui, malgré le vicinisme, reproduisent constamment l'anomalie; le caractère nouveau domine dans les croisements le caractère de fleurs strictement femelles de la race de Maïs de Pensylvanie (*Zea Mays pensylvanica*) qui a été soumise à des mutilations en 1902.

L'origine de la variété d'Epinards hermaphrodites (*Spiracia oleracea* var. *polygama*) est analogue[1]; en mutilant des pieds femelles de la variété *Spinacia oleracea* var. *inermis*, j'ai obtenu des lignées héréditaires renfermant un grand nombre d'individus hermaphrodites vrais. Le polymorphisme des fleurs des descendants de quelques plantes femelles mutilées en avril 1906 est remarquable; on peut, d'après leur nature et leur groupement, classer les descendants de quelques lignées en cinq catégories au moins :

Les individus mâles, précoces, portent leurs fleurs sur des axes grêles et allongés; très souvent ces axes sont épaissis, fasciés et les fleurs mâles, au lieu d'être groupées en glomérules, sont enchâssées sans ordre dans les tissus charnus des pédoncules.

Les plantes hermaphrodites et femelles sont toujours plus tardives. On en trouve qui offrent une grande analogie avec les individus mâles, portent beaucoup

1. *C. R. Ac. des Sciences*. Paris, 14 décembre 1908.

de fleurs mâles et quelques fleurs hermaphrodites formées de cinq sépales, de 5 étamines au milieu desquelles est l'ovaire à trois stigmates; lorsque celui-ci n'avorte pas, la graine qui croît à son intérieur en fait éclater les parois par son développement et apparaît nue entre les sépales desséchés; j'ai désigné ces plantes par le nom *hermaphrodites du type mâle* à cause des caractères particuliers, que je viens de décrire, de certaines de leurs fleurs.

Les individus *hermaphrodites du type femelle* ont au contraire l'aspect extérieur, le mode de croissance et la vigueur des plantes femelles proprement dites; les fleurs femelles dominent d'ailleurs sur ces plantes; elles sont formées d'un calice à trois ou quatre sépales soudés en une petite fiole à gorge étroite qui laisse passer les stigmates; l'ovaire fécondé grossit et la graine qui l'emplit est limitée dans sa croissance par la résistance offerte par les parois solides du calice lignifié. Les fleurs hermaphrodites du type femelle en diffèrent seulement par la présence de 2, 3 ou 4 étamines, qui sortent l'une après l'autre par l'ouverture étroite du calice en même temps que les stigmates s'épanouissent.

Enfin, en plus des *individus femelles* qui ne se distinguent des précédents que par l'absence de fleurs à étamines, j'ai observé encore dans cette lignée des *plantes monoïques* qui offrent sur les mêmes rameaux des fleurs mâles à côté des fleurs femelles. La complexité augmente du fait que les individus monoïques eux-mêmes peuvent offrir simultanément des fleurs mâles, des fleurs femelles, des fleurs hermaphrodites du type mâle et des fleurs hermaphrodites du type femelle.

Depuis 1907, des lignées nombreuses, cultivées en des endroits divers, après des semis d'automne ou après des semis de printemps, ont constamment offert le mélange de ces diverses sortes d'individus, alors

que d'autres lignées de même origine, mais ayant pour point de départ des plantes femelles, ont donné exclusivement des plantes mâles et des plantes femelles, résultat habituel des semis de l'Épinard vulgaire (*Spinacia oleracea*).

Telles sont, dans leurs traits essentiels, les recherches, commencées en 1901, qui m'amenaient aux conclusions que j'ai maintenues depuis 1905 :

« Les traumatismes violents, qui parfois détruisent l'individu, provoquent souvent le développement surabondant de rejets dont tous les organes, tiges, feuilles, fleurs et fruits montrent des déviations considérables du type spécifique et constituent de véritables monstruosités. Grâce aux mutilations, on peut mettre la plupart des végétaux dans l'état d' « affolement » qui est, pour les horticulteurs, la période de la vie de l'espèce qui fournit les nouvelles variétés.

« Parmi des plantes que des mutilations ont mises dans l'état d' « affolement », état qui correspond à un déséquilibre du type moyen, un certain nombre présentent des anomalies partiellement héréditaires. Dans leur descendance, celles-ci fournissent, en outre des anomalies graves, des plantes normales ayant repris l'équilibre ancestral et de très rares individus présentant des anomalies légères. Ces dernières sont totalement héréditaires et constituent des variétés nouvelles et stables »[1].

En 1907, j'avais une quantité de plantes suffi-

1. Résumé et extrait d'une note publiée par la *Société de Biologie de Paris*, le 18 novembre 1905. J'insiste sur les dates parce que, malgré les preuves fournies, on a fait reporter la date de mes publications sur ce sujet à 1907, ce qui pourrait faire croire à la priorité des travaux de M. Klebs sur le rôle des traumatismes dans la production des mutations ; ma première note sur la déformation expérimentale des plantes a été publiée le 20 décembre 1902 dans le *Bulletin de la Société de Biologie de Paris*, et la première note relative à l'hérédité, en octobre 1904, dans le *Bulletin du Muséum* (voir aussi p. 307).

sante pour distribuer, par l'intermédiaire du service d'échanges du Muséum d'Histoire naturelle, des graines de quatre variétés et espèces nouvelles de Maïs obtenues après mutilation et auxquelles j'avais donné les noms *Zea Mays* var. *pseudo-androgyna*, *Z. M.* var. *semi-praecox*, *Zea Mays praecox* à grains jaunes et *Z. M. praecox* var. *alba*. Mes essais d'isolement relatifs à d'autres variétés monstrueuses ou nouvelles de Maïs ont été continués depuis et leurs résultats s'accordent avec ceux qui ont été publiés avec détails. Successivement, j'ai décrit les variétés stables *Spinacia oleracea* var. *polygama* (1908), *Nigella damascœna* var. *polycephala* et var. *cristata* (1910) et j'en étudie d'autres qui présentent des particularités au moins aussi remarquables.

La métamorphose sexuelle des étamines en carpelles s'obtient aussi, à volonté, par des mutilations avec le Pavot vivace à grosses fleurs rouges (*Papaver involucrata*, ou *Papaver bracteatum*, Lindl.); en coupant au ras du sol les tiges à l'époque où le bouton floral formé est encore enveloppé par les bractées voisines du calice, il se développe assez tard, en septembre, des pousses grêles et rares dont toutes les fleurs renferment au moins deux ou trois étamines transformées en carpelles. Or, il existe une race annuelle du Pavot à opium (*Papaver somniferum polycephalum*), qui offre ce caractère constamment lorsque les conditions de nutrition sont favorables au développement complet des fleurs.

L'étude de l'ensemble des conditions externes favorables ou défavorables au développement des caractères monstrueux ou sensiblement anormaux des plantes a été l'objet de recherches suivies et complexes de M. G. Klebs, ancien directeur du Jardin botanique de Halle, actuellement professeur à l'Université de Heidelberg. Ses premières expériences, les plus

démonstratives, ont porté exclusivement sur les Algues et les Champignons; elles ont fourni ce résultat intéressant qu'on peut conserver, pendant une période de temps très longue, sinon illimitée, un Champignon mycélien et aquatique du genre *Saprolegnia* dans un état de végétation ininterrompu, sans lui laisser porter de spores; le renouvellement continu du milieu nutritif entretient les conditions favorables à la croissance et le Champignon ne réussit pas à former d'organes reproducteurs. Des résultats analogues ont été obtenus avec des champignons à chapeau tels que les Coprins.

En étudiant avec soin les causes qui déterminent l'apparition de la sexualité des Champignons et des Algues, M. Klebs a reconnu que la diminution de la teneur en sels du milieu nutritif, la diminution de la concentration en aliments organiques, et aussi, pour les Algues, la diminution de l'intensité de la lumière, sont des facteurs qui provoquent la substitution du stade sexué au stade purement végétatif; pour certaines formes, l'ensemble de ces conditions est nécessaire, pour d'autres une seule suffit. Klebs suppose que ces végétaux possèdent à l'état latent (*potenz*) tous les caractères visibles, végétatifs et sexuels, mais le milieu extérieur seul détermine celle des formes de développement qui sera réalisée; cette conception est bien voisine de celle que M. H. de Vries a mise en relief sous le nom d'*adaptations doubles*, dont nous avons donné plus haut un exemple relatif à la production des feuilles laciniées des Renoncules amphibies (page 23).

Plus tard (1903), les essais de M. Klebs ont eu pour objet la métamorphose expérimentale des Végétaux supérieurs; ils ont abouti en particulier à la substitution artificielle et plus ou moins régulière de rosettes de feuilles aux inflorescences de nombreuses espèces de Joubarbes (*Sempervivum*) et de Véroniques, de

Betterave à sucre, de Lierre rampant (*Glechoma hederacea*) et de quelques autres espèces. Les Joubarbes sont des plantes à feuilles grasses, charnues, groupées en rosettes qui réussissent à vivre sur les toits et les murs, sur les parois nues des rochers et même à l'intérieur des appartements peu éclairés, surtout si on a soin de les priver d'eau. Dans les endroits très éclairés, elles donnent, au printemps et à l'été, une hampe verticale divisée en fourche et couverte de fleurs rouges, roses ou blanches; mais si on les cultive dans une atmosphère humide et chaude, ayant fourni au sol beaucoup d'engrais, les rosettes continuent à croître sans fleurir; on peut encore, par des alternatives de sécheresse et d'humidité, faire développer des rosettes sur les ramifications de la hampe florale, et on aboutit au même résultat en tamisant la lumière à travers des verres colorés de différentes teintes; des plantes de *Sedum spectabile* en voie de floraison placées dans une petite serre à verres bleus ont fourni des rosettes de feuilles au lieu de fleurs.

Ces phénomènes sont d'ailleurs assez connus et interviennent dans la plupart des opérations horticoles ou de forçage. Les Lilas forcés en serre donnent presque uniquement des fleurs parce que le pépiniériste a enlevé les bourgeons à feuilles; mais c'est au sol fortement fumé, au terreau des couches, à l'atmosphère saturée d'eau qu'il faut attribuer les rosettes épaisses et serrées des Laitues, les racines charnues des Radis obtenues dans les cultures. Un Chou chinois, le Pé tsai, peu répandu en Europe, fleurit en deux mois si on en sème les graines en pleine terre sans soins; il donne de belles rosettes épaisses de feuilles, intermédiaires entre celles de la Salade et du Chou si on a soin de le repiquer à plusieurs reprises dans des plates-bandes fortement fumées.

Les expériences de M. Klebs avaient pour princi-

pal objet la substitution des organes végétatifs aux organes floraux; il a observé aussi dans ses cultures plusieurs cas de métamorphoses d'organes sexuels, de véritables anomalies telles que des étamines pétaloïdes ou des bractées verdâtres développées au milieu des fleurs. Lorsqu'on analyse avec soin les travaux successifs de M. Klebs sur les Végétaux supérieurs, on constate qu'au début de ses recherches, et jusqu'en 1905, le savant allemand a surtout cherché « à déterminer les conditions complexes qui conduisent à la formation de rosettes ou de fleurs et permettent d'obtenir à volonté l'un ou l'autre mode de végétation ». Il a fait agir simultanément et successivement les changements de nutrition, les variations de température et d'éclairement, parfois aussi les mutilations et il a réussi par cet ensemble de facteurs à modifier très sensiblement les caractères habituels des espèces à l'étude. Il a obtenu à la fois des rosettes feuillées et des fleurs sur les mêmes axes; il a aussi constaté la substitution de pétales aux étamines, d'étamines aux carpelles; mais ces changements sont, comme il le dit lui-même en 1905, « encore trop sous l'action des circonstances accidentelles et on ne peut prévoir, avec certitude, l'apparition des anomalies florales. »

Préparé à l'analyse de ces phénomènes par mes études analogues sur le Maïs, j'ai pu établir, en examinant les tableaux descriptifs des expériences de M. Klebs, que dans les cas où cet auteur a observé la métamorphose sexuelle des pièces florales du *Sempervivum Funckii*, l'axe avait été enlevé ou atteint d'une mort précoce : les anomalies sexuelles se trouvent toujours sur des *rejets* à croissance rapide. J'ai signalé[1] cette particularité à l'auteur de ces expériences, qui en a reconnu le bien-fondé[2], et, à partir de 1906,

1. *C. R. des Séances de la Soc. de Biologie*, 49, 1905, p. 454.
2. *Ueber künstliche Metamorphosen*. Halle, 1906.

M. Klebs a distingué les fleurs archégènes, dont les anomalies sont très rares, des fleurs néogènes, développées sur les rejets et qui offrent de nombreuses irrégularités dans le nombre, les proportions et la disposition des pièces florales, souvent aussi des monstruosités véritables, consistant en la métamorphose des carpelles en étamines et des étaminès en carpelles.

Les anomalies obtenues par M. Klebs ont fourni des graines qui ont été l'objet de cultures expérimentales; les résultats obtenus en 1909 avec les Joubarbes sont résumés ainsi[1] :

« 1. Les variations des fleurs de la plante mère sont apparues à la suite de conditions particulières (après l'enlèvement des fleurs typiques sur un individu particulièrement bien nourri); les variations se montrent sur les plantules après une culture de plusieurs années dans les conditions ordinaires et sur les fleurs développées tout d'abord.

« 2. Les fleurs maternelles montraient simultanément les formes les plus diverses de variation. Dans les descendants, on observe au contraire une séparation entre ces modes de variation; sur un exemplaire, on observait seulement des changements dans le nombre et la place des parties florales; sur un autre, c'était la métamorphose complète ou incomplète des fleurs en rosette; les deux derniers échantillons offraient de la pétalodie sur presque toutes les fleurs.

« 3. Les caractères nouveaux, la formation de rosette et surtout la pétalodie des fleurs sont plus accusés sur les descendants que sur la plante mère.

« 4. Quelques anomalies de la plante mère, en particulier l'absence de pétales, n'ont pas été observées sur les descendants.

« 5. Deux des descendants ont montré un caractère tout à fait nouveau qui n'avait pas été observé

1. *Ueber die Nackhommen künstlich veränderter Blüten von Sempervivum.* Heidelberg, 1909.

jusqu'ici sur aucun *Sempervivum*, c'est la forme particulière des sépales dont les pointes sont déjà étalées lorsque la fleur est encore en bouton. »

Ces conclusions sont en complet accord avec celles que j'avais déduites de mes expériences, dès 1907. Mais les expériences de M. Klebs ajoutent quelque chose de plus; elles permettent de constater que la tendance à fournir certains caractères anormaux est si forte dans le règne végétal que de nombreux agents de nature très différente déterminent des variations brusques analogues.

On peut mettre cette règle en évidence pour les caractères sexuels. Nous avons vu comment la section précoce des tiges de *Papaver bracteatum* provoque le développement de rejets à étamines métamorphosées en carpelles. La même anomalie est apparue à la suite des croisements *Papaver caucasicum* × *P. orientale* et *P. dubium* × *P. orientale*, réalisés par Godron en 1877. Récemment, M. Ph. de Vilmorin me disait avoir obtenu le même résultat après des croisements d'espèces très différentes d'*Argemone*, genre américain voisin des Pavots. Dans la colonie du vulgaire Coquelicot des blés (*Papaver Rhœas*) dont j'ai décrit ailleurs le polymorphisme[1], j'ai trouvé deux années de suite plusieurs plantes à étamines métamorphosées, les unes en carpelles avec stigmates parfaitement développés, les autres en pétales verdâtres; l'ensemble de ces pièces florales se développaient sans que les pétales pussent s'étaler à cause de la coalescence des sépales en un fourreau très solide. En décrivant ces monstruosités, j'ai attribué à la mutation ces phénomènes de variation rare et monstrueuse, mais l'hybridation a pu aussi jouer un rôle dont il me fut impossible d'établir l'importance.

1. *C. R. Ac. Sc.* Paris, 1908.

Il est plus étonnant encore de constater que la présence d'un parasite provoque parfois des déformations morphologiques analogues; les études faites simultanément sur les animaux et sur les végétaux montrent la généralité des lois qui régissent ces phénomènes.

C'est sans doute à M. Magnin[1], professeur à l'Université de Besançon, qu'il faut attribuer les découvertes les plus importantes concernant la castration parasitaire des végétaux. L'objet de ses recherches fut tout d'abord le Compagnon blanc (*Melandrium album* ou *Lychnis dioïca*), plante sauvage très commune en France, où elle pousse dans les haies et sur les gazons mal entretenus; cette espèce, normalement dioïque, présente des pieds mâles et des pieds femelles, sans qu'on puisse observer, à aucune époque, des fleurs offrant le mélange des deux sortes d'organes sexuels. Or, si le *Lychnis dioïca* mâle est attaqué par le Charbon (*Ustilago antherarum*), les anthères des étamines bourrées par les spores du Champignon ne donnent aucun grain de pollen, mais l'ovaire, qui était avorté, prend par compensation un développement considérable et même l'aspect d'un fruit fertile. Réciproquement, les pieds femelles atteints par le même parasite ont un ovaire réduit, mais les étamines se développent et acquièrent des dimensions et une forme normales, quoique leur pollen soit remplacé par les spores du Champignon.

M. Magnin a observé une métamorphose analogue dans les fleurs stériles, groupées en houppe à l'extrémité des tiges, du *Muscari comosum*. Suivant que les fleurs de la houppe sont plus ou moins rapprochées des fleurs fertiles, les rudiments staminaux sont plus ou moins développés; on trouve dans les fleurs

1. D'après GIARD. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique* 1889.

inférieures de la houppe des faisceaux vasculaires, des sacs polliniques, du pollen atrophié et même de grandes cellules à raphides d'oxalate de chaux ; ces organes n'existent plus, même à l'état de traces, dans les fleurs tout à fait terminales. Or, cette espèce attaquée par l'*Ustilago Vaillantii* donne des fleurs terminales pourvues d'organes morphologiquement équivalents à des étamines. Ici encore les anthères se développent et s'accroissent sous l'influence du parasite; mais le parasite semble localisé dans les fleurs inférieures de la houppe, comme s'il ne se développait que dans celles qui ont au moins des étamines rudimentaires. D'ailleurs, le mamelon ovarien, souvent très réduit même dans les fleurs extérieures, grossit plus ou moins, mais il ne renferme jamais d'ovules.

Cette hypertrophie des organes sexuels est constante toutes les fois qu'il y a une attaque du *Muscari* par l'*Ustilago*. M. Magnin[1] signale en outre comme très rare une déformation de l'inflorescence consistant en l'élongation, avec épaississement, de l'axe et des pédicelles floraux; malgré la brève description qui en est donnée, elle rappelle la variation de bourgeon du même Muscari à grappe, transformée en une houppe de rameaux très diffus et ramifiés, dépourvus de fleurs, qu'on désigne vulgairement par le nom de Jacinthe plumeuse (*Muscari paniculatus*, Lam. var. *plumosus*). Cette variation de bourgeon, qui ne donne jamais de fleurs ni, par conséquent, de graines, se propage exclusivement par éclats du bulbe; elle était déjà figurée par F. Colonna, en 1616, et le dessin colorié que j'en ai vu dans la collection des plantes de Wolkammus, réunie vers 1700, correspond exactement aux plantes qu'on trouve encore actuellement dans la plupart des anciens jardins.

La castration parasitaire des animaux est peut-être

1. *C. R. Ac. Sc.*, CXV, 1892, p. 675.

plus répandue, et mieux étudiée, après les remarquables travaux de M. J. Pérez et de Giard. M. Pérez reconnut, dès 1879, que certaines espèces d'Abeilles, du genre *Andraena*, portaient constamment des parasites, en particulier des *Stylops*, et, par une étude attentive, il fut conduit à admettre que ces prétendues espèces n'étaient que des formes anormales d'autres espèces non parasitées du même genre; les insectes parasités ont la tête plus petite, l'abdomen plus globuleux; l'extrémité de leur corps a une couleur rouge dorée, au lieu de la couleur fauve ou brune de l'espèce. Dans les espèces dont le mâle a la face blanche ou jaune, la femelle parasitée acquiert elle-même des taches de cette couleur; par contre, le mâle parasité se décolore parfois et se rapproche davantage de la femelle. « Chacun des sexes, dit M. Pérez, perd ainsi plus ou moins les attributs qui le caractérisent et tend à acquérir plus ou moins ceux du sexe opposé. » L'étude anatomique de ces animaux a montré la dégénérescence des tubes ovariens des Andrènes femelles stylopisées, qui sont toujours stériles, alors que les glandes des Andrènes mâles peuvent être partiellement fertiles.

Dix ans plus tard, Giard[1] était amené à affirmer que les jeunes Crabes (*Carcinus mœnas*) mâles, infestés par une Sacculine (Rhizocéphale), prennent en partie les caractères sexuels extérieurs des Crabes femelles, et réciproquement. La queue large et ovalaire de la femelle, qui recouvre quatre paires de pattes plumeuses destinées à retenir les œufs, est remplacée, après l'action du parasite, par une queue étroite recouvrant les appendices atrophiés, caractéristiques des Crabes mâles; inversement, la queue des Crabes mâles parasités s'élargit et sa forme approche de celle de la femelle, sans l'atteindre cependant. Conti-

1. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1878, 1888.

nuant ses investigations et les étendant à tout le règne animal, Giard a signalé des cas de cette métamorphose sexuelle due à un parasite dans lés groupes des Cœlentérés, des Vers, des Echinodermes, des Mollusques, des Annélides, des Arthropodes et des Vertébrés. De nombreux Insectes de différents ordres, des *Polistes*, des *Bombus* offrent les mêmes anomalies de développement sous l'influence directe de divers parasites.

La métamorphose des épillets mâles en épillets femelles du Maïs est aussi le premier symptôme extérieur de la présence, dans les tissus de cette plante, d'un parasite, d'une espèce de Charbon qui n'attaque que le Maïs (*Ustilago Maydis*) ; au mois d'août, il est très difficile, sinon impossible de distinguer la déformation due au parasite de celle qui résulte d'une mutilation. Les différences apparaissent au début de septembre ; les bractées qui entourent les épis, les glumes et les glumelles des plantes parasitées se gonflent, ainsi que les ovaires, et se transforment en tumeurs qui couvrent les épis, les panicules de fleurs mâles et même les tiges. Tulasne, qui a décrit ces monstruosités, a bien insisté sur la nature de ces changements qui correspondent à l'accumulation dans le voisinage des cellules atteintes par le champignon de matériaux nutritifs abondants ; ces tumeurs, dont se nourrit le Champignon, se transforment bientôt en un amas de spores noires, d'où le nom de Charbon. Bréfeld a montré depuis que cette maladie peut être communiquée à des Maïs déjà vigoureux si on a soin de projeter avant la floraison, sur la rosette de feuilles qui termine la tige, une bouillie formée d'eau et de spores ; en quinze jours, les symptômes de la maladie apparaissent ; ils entraînent en particulier la métamorphose sexuelle des organes reproducteurs mâles en voie de formation.

Dans tous ces cas, le trouble introduit dans le développement de l'organisme se traduit extérieurement par des modifications profondes dans les organes reproducteurs et les éléments sexuels.

En dehors du parasitisme, nous avons vu que la métamorphose sexuelle du Maïs est déterminée par la nutrition spéciale des bourgeons; la preuve en est fournie par mes expériences rapportées dans le chapitre précédent, et d'autres faits la confirment. En 1878, W. Knop signalait que, sur neuf plantules de Maïs cultivées sur des solutions salines à 1 p. 1000, il en avait obtenu trois, offrant tous les caractères des panicules à épillets mâles et femelles que j'ai décrits sous le titre d'anomalies du type A (fig. 47); en 1904, MM. Mazé et Perrier obtenaient aussi cette anomalie en ensemençant des grains de Maïs jaune sur des solutions minérales additionnées de sucre.

De ces faits, qui établissent que la même anomalie végétale peut être provoquée par des facteurs très divers (Cryptogames parasites, cultures sur des solutions salines, mutilations), je rapprocherai ceux qui ont été mis en évidence dans ce chapitre ou dans les conclusions des chapitres précédents : l'identité des déviations sexuelles produites dans le groupe des Pavots par les hybridations (Godron) ou par la mutilation (Blaringhem), dans les Joubarbes par les cultures à des lumières spéciales ou par les sections de tiges (Klebs); l'identité possible des produits obtenus par la greffe hétérogène ou par les hybridations, au point que l'on discute encore pour ramener à l'une ou l'autre cause les cas étranges fournis par le *Cytisus Adami*, le Néflier de Bronvaux, etc.; enfin l'indécision qu'il sera très difficile de lever concernant l'apparition, par variation brusque ou à la suite d'hybridation, des nombreux cas de parthénogénèse végétale, et peut être animale. Il en résulte que, dans tous les cas de métamorphose, non pas seulement sexuelle

mais même végétative, *la forme nouvelle s'organise aux dépens de la forme ancienne de la même façon, quelles que soient les conditions extérieures.*

On constate en outre, par la revision des faits dispersés dans les diverses parties de ce livre que les mutations les plus nettes correspondent d'ordinaire à la modification profonde des organes reproducteurs : le Fraisier monophylle de Duchesne a une tendance à la pétalodie, c'est-à-dire à la métamorphose des étamines en pièces foliacées et stériles ; le Robinier monophylle porte souvent des fleurs doubles; la Linaire pélorée est presque complètement stérile; la mutation du Chrysanthème des moissons consiste en la métamorphose de fleurons jaunes hermaphrodites en fleurons ligulés, femelles ou stériles, etc... *Il y a donc un lien entre la variation brusque* de certains caractères de forme, de couleur ou de croissance *et le développement irrégulier des éléments reproducteurs* des individus qui en sont atteints ; ce lien fera peut-être découvrir par quel mécanisme les variations brusques sont d'ordinaire transmises par hérédité.

« On n'a pas assez insisté, dit Giard, sur les ressemblances de toute nature qui existent entre les mutantes spécifiques et les formes sexuelles d'une même espèce, les unes et les autres étroitement déterminées. »

En résumé, les mutations ne sont pas quelconques et ne se produisent pas en nombre indéfini ; elles correspondent à des états d'équilibre possibles entre les tendances propres des espèces et le milieu où elles se forment. On peut provoquer, hâter les changements d'équilibre, en modifiant artificiellement les conditions qui dominent la préparation des organes et des éléments sexuels; c'est le meilleur moyen, sinon le seul connu, d'introduire des perturbations dans l'hérédité des lignées. Les hybridations, les mutila-

tions, les greffes hétérogènes, la symbiose et les parasites entraînent des déviations analogues aux caractères de l'espèce : je les compare aux facteurs physiques de température et de pression dont dépend la dissociation des composés chimiques. Les produits stables, les espèces nouvelles sont, ou bien des remaniements des espèces anciennes, ou bien des combinaisons nouvelles de caractères possédés en puissance par les espèces existantes.

Non seulement la transformation des espèces se fait brusquement et indépendamment des faibles oscillations du milieu externe, mais les caractères nouveaux sont totalement indépendants des facteurs apparents qui ont déterminé le déséquilibre de l'espèce. Nous sommes donc conduits à trouver, dans l'ensemble des preuves fournies par l'évolution expérimentale, des arguments probants en faveur de la théorie de l'orthogénèse, à peine esquissée pour quelques cas particuliers par Cope et, plus récemment, par M. Eimer[1] (1898).

Le sens de l'évolution n'est d'ailleurs ni progressif, ni régressif ; le milieu seul, par la sélection, détermine en un lieu donné la forme nouvelle qui fera disparaître la forme ancienne ; mais ce dont il faut se convaincre, c'est que le nombre des stades d'équilibre, des organisations possibles à partir de l'organisation équilibrée qu'on appelle espèce stable, est très limité. Il est, à un moment donné de l'évolution du globe, aussi limité que le nombre de sels obtenus après une dissociation violente (traumatisme ou nutrition anormale) ou après la réaction provoquée par la présence d'autres sels (action d'un parasite ou fécondation illégitime).

Il me reste à montrer que l'évolution paraît se pro-

1. Voir Y. Delage et M. Goldsmith. Les Théories de l'Évolution. *Bibl. de Philosophie scientifique*, ch. xix.

duire par des essais répétés de combinaisons de caractères plus aptes à subsister dans les conditions de milieu actuelles; que l'évolution expérimentale consiste à hâter, ou à rendre apparents par leur opposition, les changements qui se produiraient certainement tôt ou tard dans la lignée; que ces changements consistent, en général, en une simplification et une spécialisation des organes. Ces sujets sont assez importants pour faire l'objet d'une étude particulière.

CONCLUSIONS

CHAPITRE XXIV

Hypothèses transformistes.

Les mutations, considérées comme modes d'évolution, s'accordent avec les exigences du mendélisme et les preuves de la fixité momentanée des espèces; leurs règles peuvent être utilisées pour la critique des cas de transformation des types. — Hypothèse de la mutabilité périodique énoncée provisoirement en 1901, modifiée en 1905; interprétation actuelle. — M. Le Dantec et M. Hugo de Vries se réclament de l'autorité de Lamarck; opposition entre leurs conceptions. — Comparaison du transformisme lent des lamarckiens et de la transmutation des formes d'après Geoffroy Saint-Hilaire et Benoit de Maillet. — Opinions de Giard, lamarckien en 1879, mutationiste-lamarckien en 1904.

Notion des équilibres qui correspondent aux espèces vivantes; tendances innées et circonstances qui déterminent la manifestation de ces tendances. — Comparaison des équilibres vivants et des équilibres chimiques; la période de mutation correspond à la dissociation, les mutantes, aux divers composés stables d'une même espèce chimique; recherche de lois analogues en morphologie et en chimie. — Rapprochement de la loi des substitutions en chimie et de la règle de Mendel relative aux hybrides de variétés; les hybrides intermédiaires stables sont des combinaisons nouvelles de caractères.

Depuis le succès des théories de Darwin, plusieurs savants ont insisté sur le rôle considérable qu'ont joué les changements brusques dans l'évolution des êtres. Cope a fourni de nombreux arguments en faveur

de la variation par sauts des formes fossiles; par une étude attentive des séries phylétiques des Batraciens et des Mammifères fossiles d'Amérique[1], il a réussi à entraîner la conviction de la grande majorité des paléontologistes. Naudin (p. 76) avait aussi adopté, et fait adopter dans le monde horticole, la probabilité de la transformation des types par variation brusque.

Les mutations au sens de M. de Vries correspondent aux sports de Darwin, aux variations discontinues du zoologiste Bateson, aux cas d'hétérogénèse du botaniste Korshinsky; au lieu de considérer ces phénomènes comme isolés ou rares, M. de Vries leur a attribué une grande généralité et il s'est efforcé d'expliquer par leurs seules conséquences les principaux problèmes que soulève l'étude de l'hérédité et de la descendance.

Au point de vue de l'hérédité, les mutations s'accordent sans discussion possible avec les exigences du mendélisme et on comprend mal les discussions actuelles entre mutationistes et mendéliens puisque, dans chaque camp, on accepte l'hypothèse fondamentale de l'indépendance des caractères.

Les mutations paraissent aussi en accord avec les preuves expérimentales de la fixité momentanée des espèces fournies, tant par les travaux remarquables de Jordan, que par les observations plus que séculaires des agriculteurs et des sélectionneurs. La persistance dans les collections botaniques de la Chélidoine à feuilles laciniées durant trois siècles, du Fraisier monophylle durant cent cinquante ans sont des éléments de discussion très précis. On peut y ajouter la vérification du maintien des caractères les plus mesquins à tous les descendants de pieds uniques de Blé, d'Orge ou d'Avoine, cultivés sur des centaines

1. DEPÉRET. Les Transformations du monde animal. *Biblioth. Phil. scient.*, p. 82 et suiv.

d'hectares, et en de nombreuses régions du globe. Les travaux de l'Établissement d'Essais de semences de Svalöf (Suède), commencés en 1886, fournissent des arguments sérieux en faveur des conceptions de M. de Vries, puisque toute l'organisation des travaux repose sur la constance des caractères de variétés que l'on suppose indépendants de l'action directe du climat et des conditions culturales.

Dans tous les cas où la filiation a pu être suivie avec rigueur, le changement des caractères a été brusque et suivi d'une transmission héréditaire plus ou moins complète; les inégalités dans l'hérédité des caractères peuvent être expliquées, tantôt par le mélange accidentel des lignées mutantes avec les lignées productrices à la suite de fécondations croisées, tantôt par le degré excessif d'anomalie des caractères nouveaux qui entraîne l'avortement plus ou moins complet des organes ou des éléments sexuels (Linaire péloriée, Hommes nains, etc.); ces exceptions apparentes ne peuvent en aucune façon diminuer la valeur des nombreux exemples positifs qui ont été donnés de la transmission totale et immédiate de caractères nouveaux apparus subitement.

On peut donc, au seul point de vue logique, admettre avec M. de Vries[1] l'application, à tous les cas de transformation d'espèces, des règles qui ont été énoncées après l'étude du cas très complexe des Œnothères de Lamarck (p. 172), et qui s'appliquent à beaucoup d'autres cas. Ces règles sont, pour les mutationistes, des points de repère dans l'étude des changements spécifiques. Le transformisme est une science expérimentale; il s'agit de classer les faits en deux catégories, ceux qui suivent les règles de la mutation et ceux qui paraissent ou sont réellement

1. D'après *Species and Varieties*. Chicago, 2e édition, 1908, et traduction française, *Espèces et Variétés*. Paris, 1908.

en contradiction avec elles et leurs conséquences.

Les adversaires de la théorie de la mutation telle que l'a énoncée M. de Vries sont peu nombreux, et ils l'ont attaquée avec des arguments faibles, tant en nombre qu'en valeur.

Certains prétendent qu'on ne connaît qu'un seul cas de mutation, celui de l'Œnothère de Lamarck. et qu'il est insuffisant pour provoquer une discussion bouleversant les idées reçues sur l'évolution progressive et lente des formes; l'ensemble des faits réunis dans ce livre suffit pour détruire cette assertion.

D'autres ont voulu expliquer par l'hybridation antérieure des lignées les phénomènes particuliers à la mutation des *Œnothera Lamarckiana;* j'ai déjà examiné dans un chapitre spécial les probabilités de cette interprétation : d'une part, on n'a pas indiqué les espèces qui, hybridées avec *Œ. Lamarckiana*, auraient produit les variations observées; d'autre part, tous les essais de croisements entre cette espèce et les espèces voisines, réalisés tant en Europe qu'en Amérique, n'ont, dans aucun cas, fourni des disjonctions analogues à celles qui définissent les mutations observées par M. de Vries. Et même, si l'hybridation entre espèces voisines d'*Œnothera* aboutissait à ce résultat, cette constatation n'enlèverait aucune valeur à la théorie de la mutation telle que l'a exposée M. de Vries, puisque cet auteur ne s'est pas prononcé jusqu'ici sur les causes initiales du changement producteur de formes nouvelles et stables; il a seulement décrit les résultats de ses cultures expérimentales, il les a résumés dans des règles destinées à faciliter l'analyse et la critique d'autres exemples de transformation d'espèces.

Dans le premier exposé de la *Mutationstheorie*[1], en 1901, M. de Vries énonça encore la règle suivante :

1. Leipzig, I, p. 181.

« VII. *La mutabilité apparaît périodiquement.* — J'énonce cette proposition avec toutes réserves comme un résultat de mes recherches et, en particulier du fait que, parmi toutes les espèces étudiées, une seule s'est montrée mutable de la manière qui a été indiquée. De nouvelles recherches sont nécessaires pour la confirmer et j'en ai commencé depuis peu. »

M. de Vries a fait des cultures expérimentales, non seulement de l'*Œnothera Lamarckiana* mais d'autres Œnothères communs en Hollande, tels que *Œ. biennis* et *Œ. muricata;* il a constaté la mutabilité de la première espèce et la stabilité des deux autres. En Amérique, certaines lignées d'*Œ. biennis* donneraient des mutantes, et quelques populations de la même espèce (*Œ. biennis* f. *suaveolens*) développées sur la limite de la forêt de Fontainebleau, près de Samois, m'ont paru se trouver dans un état analogue vers 1904-1906. Il semble que ces faits confirment l'hypothèse énoncée, à savoir que l'état de mutation passe, pour le genre *Œnothera*, par des phases alternatives d'activité et de repos.

En 1901, M. de Vries attribuait à la vieillesse de l'espèce, ou à quelque autre phénomène mal défini, le pouvoir de déterminer la crise de mutabilité; en 1905, il fut plus précis et déclara [1] :

« Si la mutabilité n'est pas une qualité permanente, il faut qu'elle se soit produite un jour et, à son origine même, elle doit avoir eu une cause externe; l'étendue de la mutabilité, ainsi que les variations possibles qui lui sont dues, peuvent être regardées comme le résultat de causes internes, mais la détermination du moment où la mutabilité deviendra active ne peut jamais être le résultat de ces causes internes; elle doit être attribuée à quelque facteur externe; dès qu'on

1. *Espèces et Variétés*, p. 440.

l'aura découvert, on aura trouvé l'orientation des recherches expérimentales qui restent à faire. »

Autrement dit, l'espèce fixe et homogène possède, en puissance, tous les caractères qui apparaissent à un moment donné sur la série des descendants qui constituent l'essaim des mutantes; les mutantes font partie intégrante de l'espèce; ce sont des tendances, des possibilités propres à chaque espèce que ni le milieu, ni l'hybridation, ni les parasites, ni les maladies ne peuvent changer, mais qu'ils peuvent éveiller et mettre en évidence.

En donnant cette interprétation au paragraphe cité, je me rends bien compte que j'émets sur ce point une opinion personnelle. M. de Vries n'a pas laissé deviner le mécanisme par lequel il suppose que la mutabilité peut être éveillée; pour lui, ce point est secondaire; il veut avant tout dégager l'espèce, son passé et son futur, des influences directes ou indirectes du milieu ambiant; il approfondit encore s'il est possible l'abîme qui sépare les Néo-darwiniens et les Weissmanniens des Néo-lamarckiens.

Ce point particulier de la doctrine de M. Hugo de Vries mérite d'être mis en évidence, car il a provoqué la critique la plus violente de la part des partisans de l'influence modificatrice du milieu. M. Le Dantec commence ainsi la première leçon de son cours sur *la crise du Transformisme* : « Une théorie nouvelle, basée sur des expériences contrôlées, a vu le jour depuis quelques années et fait de nombreux adeptes dans le monde des sciences naturelles; or, cette théorie, dite des *mutations* ou des *variations brusques*, est la négation du lamarckisme; je dirais presque que c'est la négation du transformisme lui-même, si paradoxale que puisse paraître cette assertion quand il s'agit d'expériences qui prétendent avoir réalisé les premiers cas indéniables de transformation d'une espèce en une espèce

différente »[1]. M. de Vries croit au contraire avoir ajouté des preuves à la théorie du transformisme telle que l'a conçue Lamarck.

Il est facile d'établir que M. de Vries et M. Le Dantec ont tous deux raison; le lamarckisme de M. Le Dantec et les mutations de M. de Vries sont deux parties indépendantes de la philosophie complexe de Lamarck qui termine par ces considérations générales son exposé de l'*Espèce parmi les corps vivants*[2] :

« Ainsi, parmi les corps vivants, la nature ne nous offre, d'une manière absolue, que des individus qui se succèdent les uns aux autres par la génération et qui proviennent les uns des autres; mais les espèces parmi eux n'ont qu'une constance relative et ne sont invariables que temporairement.

« Néanmoins, pour faciliter l'étude et la connaissance de tant de corps différents, il est utile de donner le nom d'*espèce* à toute collection d'individus semblables, que la génération perpétue dans le même état, tant que les circonstances de leur situation ne changent pas assez pour faire varier leurs habitudes, leur caractère et leur forme. »

Adoptons avec M. Le Dantec la première de ces deux propositions, nous pouvons avec lui n'observer et ne vouloir connaître qu'une seule espèce, l'espèce vivante, distincte des corps bruts, amorphes ou cristallisés, par l'*assimilation fonctionnelle*, génératrice de l'habitude; dans cette espèce, le polymorphisme résulte des variations adaptatives. Le transformisme de M. Le Dantec consiste donc à suivre et à retrouver dans toutes les manifestations vitales de tous les êtres le principe de l'assimilation fonctionnelle, qui est certainement un des caractères les plus remarquables et les moins expliqués des phénomènes de la vie.

1. *La crise du Transformisme*. Paris, 1909, p, 1.
2. *Philosophie zoologique*. Ed. Schleicher, Paris, p. 54.

Mais il s'agit ici des êtres différents que nous offre la nature, de ces collections d'individus semblables dont les naturalistes et, avant eux, les hommes ont reconnu l'existence en leur donnant des noms particuliers. C'est bien pour celles-ci que Lamarck a posé le problème de la descendance dans sa *Philosophie zoologique* en ces termes : « Ce n'est pas un objet futile de déterminer positivement l'idée que nous devons nous former de ce que l'on nomme des *espèces* parmi les corps vivants et de rechercher s'il est vrai que les espèces ont une constance absolue, sont aussi anciennes que la nature, et ont toutes existé originairement telles que nous les observons aujourd'hui; ou si, assujetties aux changements de circonstances qui ont pu avoir lieu à leur égard, quoique avec une extrême lenteur, elles n'ont pas changé de caractère et de forme par la suite des temps. »

Parmi les causes du polymorphisme des espèces, Lamarck a cité l'adaptation au milieu accompagnée de migrations, les hybridations entre espèces voisines qui fournissent des variétés, lesquelles « deviennent ensuite des races et, avec le temps, constituent ce que nous nommons espèces ». E. Geoffroy Saint-Hilaire venait de décrire les animaux et les végétaux rapportés des tombeaux d'Egypte et s'étonnait de leur identité avec les formes vivantes actuelles, bien que plus de trois mille ans séparassent ces êtres. « Qu'importe la durée, ajoute Lamarck; les changements insensibles des espèces se sont échelonnés sur une durée infiniment grande par rapport à l'homme. » En résumé, pour Lamarck et surtout pour les Néo-lamarckiens, les changements lents, gradués et insensibles, suffisent avec les hybridations pour expliquer le polymorphisme actuel de la nature. C'est ce que nient les mutationistes et leurs arguments méritent d'être examinés.

Étienne Geoffroy Saint-Hilaire a opposé aux vues

de Lamarck la doctrine de la transmutation des espèces par variation brusque et, pour expliquer les enchaînements des animaux éteints et actuels, en particulier des Crocodiles, il a mis en relief leurs analogies et leurs dissemblances; il a montré que celles-ci sont légères et de l'ordre des variations (anomalies) qu'on observe parfois entre les individus d'une même espèce. Sa doctrine repose plutôt sur l'embryogénie, les métamorphoses et les monstruosités, en un mot sur la comparaison des caractères que sur les séries d'intermédiaires. Geoffroy est bien le chef incontestable et le précurseur des mutationistes; ses élèves, son fils Isidore, Lereboullet, Dareste, ont préparé dans le domaine zoologique le succès des théories de la variation brusque dont les meilleurs exemples sont toutefois fournis incontestablement par le règne végétal.

On pourrait, pour être complet, faire remonter les débuts de la doctrine du changement brusque des espèces à Duchesne, dont nous connaissons les appréciations concernant l'origine du Fraisier monophylle et peut-être même à Benoît de Maillet, l'auteur de *Telliamed* ou *Entretiens d'un philosophe indien avec un missionnaire françois*[1]. Près du cinquième de cet ouvrage est consacré à l'étude *de l'origine de l'homme et des animaux et de la propagation des espèces par les semences;* l'auteur ne cache pas la parenté évidente qu'il y a entre les Hommes et les Singes; il compare les différences entre les Blancs et les Nègres à celles que présentent les Hommes sans barbe, les Géants et les Nains. Ces derniers naissent brusquement dans l'espèce commune : pourquoi ne pas expliquer ainsi l'origine des autres formes?

Par ce seul aperçu, je veux simplement montrer que la mutation n'est pas une théorie de l'origine des

1 Édition J.A.G***, à Amsterdam, 1748, pp. 128-231.

espèces limitée à l'explication de la naissance des variétés horticoles, mais qu'elle peut et doit jouer un rôle dans l'étude de l'origine de l'homme, rôle réservé par M. Le Dantec au « transformisme de Lamarck. »

Après avoir opposé les mutationistes aux lamarckiens, il me paraît nécessaire d'exposer maintenant une opinion moyenne. Giard fut pendant une grande partie de sa vie un lamarckien convaincu, et même, à certains points de vue, un partisan plus déterminé de l'action toute-puissante du milieu que Darwin lui-même.

« On peut démontrer, dit-il en 1889, que, contrairement à l'opinion de Darwin, l'action des facteurs primaires est suffisante, dans la plupart des cas, pour produire la transformation des espèces en ne tenant compte que du seul facteur secondaire, l'hérédité; encore ce dernier n'est-il que l'intégrale des modifications dues aux facteurs primaires. Les autres facteurs secondaires et, en particulier, la concurrence vitale et la sélection agissent uniquement comme accélérateurs de l'évolution. Étant donnée la lenteur ordinaire avec laquelle se manifestent les variations, surtout à leur début, ces facteurs secondaires accélérateurs ont certainement une importance colossale, mais ils ne doivent pas nous faire perdre de vue les causes premières, dont ils ne sont que les adjuvants[1]. »

Les causes premières, les facteurs primaires du transformisme sont, pour Giard :

1° Le milieu cosmique renfermant le climat, la lumière, la température, la sécheresse et l'humidité, la composition physique et chimique du sol et

1. *Les Facteurs de l'Évolution*. Leçon d'ouverture du Cours d'évolution des êtres organisés, en novembre 1889. *Revue Scientifique*, n° 21.

des eaux, l'état mécanique du milieu, le vent, le mouvement des eaux, etc.;

2° Le milieu biologique, c'est-à-dire l'alimentation, le parasitisme, la symbiose, etc. En plus de ces facteurs directs, il faut aussi tenir compte des réactions contre le milieu cosmique, l'adaptation, la convergence, et contre le milieu biologique, le mimétisme par exemple.

L'hérédité, la sélection naturelle ou sexuelle, la ségrégation, l'hybridité sont des facteurs secondaires jouant un rôle d'accélérateur, mais ne pouvant à eux seuls expliquer les changements d'espèces.

Dans la conférence qu'il fit le 21 septembre 1904 au Congrès des Sciences et Arts de l'Exposition de Saint-Louis, Giard[1] fut amené à préciser son opinion sur l'état actuel du problème de la descendance. L'application de l'algèbre par Galton et son école à l'étude des variations continues (ou fluctuations) ont montré « l'exagération dans laquelle étaient tombés les disciples outranciers de Darwin (Romanes et Weissmann). Guidé par ses travaux antérieurs sur les courbes galtoniennes et frappé de la constance de certaines formes telles que les espèces décrites par le botaniste Jordan, dont la naissance pouvait difficilement s'expliquer par des fluctuations, de Vries suppose qu'après des périodes de fixité relative pendant lesquelles ils sont soumis seulement à la variation fluctuante, les êtres vivants peuvent traverser des périodes plus courtes où leurs formes sont brusquement modifiées dans des directions diverses par des changements discontinus. »

« En examinant la question de très près et en pénétrant au fond des choses, il m'est impossible, ajoute Giard, de trouver dans la théorie des mutations autre chose qu'un utile complément des doctrines lamarc-

1. *Revue Scientifique*, 4 et 11 février 1905.

kiennes et darwiniennes de la variation continue... Tandis que les fluctuations peuvent être comparées à des mouvements graduels d'oscillation de part et d'autre d'une position moyenne, les mutations représentent autant d'états d'équilibre stable entre lesquels ne peuvent s'établir des passages continus. Les formes intermédiaires à ces états d'équilibre ne sont pas réalisées explicitement, parce qu'elles ne correspondent pas à des états de stabilité suffisante. »

J'irai plus loin que Giard dans l'analyse de cette notion des équilibres réalisés par les formes vivantes. Tout se passe comme si les possibilités d'organisation étaient limitées à quelques types, qu'on peut prévoir et décrire par la seule étude des formes voisines.

Reprenons un des exemples de variation brusque décrits dans ce livre; on trouve pour les variations qui ont fourni le Chrysanthème des moissons à fleurs doubles (p. 257) les stades d'équilibre correspondant à 21, 26 ($=2\times13$), 34 et 55 ligules, qui sont les termes de la série de Fibonacci :

1 2 3 5 8 13 21 34 55,

déjà caractéristiques pour d'autres espèces de la même famille des Composées.

Les conséquences, au point de vue expérimental, sont de la plus haute importance; l'étude de la duplicature des formes sauvages de Composées correspond à la découverte et à la fixation des anomalies de capitules ayant un nombre de ligules figurant dans la série; on peut espérer les trouver rapidement, alors qu'on obtiendra difficilement, ou même jamais, des variétés définies par des nombres de ligules qui ne font point partie de cette série.

Il faut regarder comme une conséquence de cette même règle des équilibres, le fait si étrange de la

mutation parallèle de plusieurs espèces différentes de Crucifères : divers Cressons, les *Draba*, la Bourse à pasteur fournissent toutes des fruits à quatre valves dérivés d'espèces différentes à deux valves. La variation est si nette sur la nouvelle espèce *Capsella Viguieri* qu'on trouve plus de 100 fruits à quatre valves pour un fruit à trois ou à cinq valves.

On connaît aussi des races stables de Tabacs à fruits composés de quatre carpelles (*Nicotiana quadrivalvis*, Pursh), alors que la famille des Solanées n'offre généralement que deux carpelles; on ne connaît point de plantes de cette famille qui présentent un nombre indéterminé de carpelles, à part la Tomate (*Solanum Lycopersium*) dont les caractères de fasciation, c'est-à-dire d'instabilité, ne peuvent être mis en doute; ils exigent, pour se maintenir, une culture forcée et des tailles appropriées.

Les observations relatives aux causes qui déterminent le changement de sexualité des pièces florales ont mis un autre fait en évidence.

Il existe une race stable de Pavot à opium dont les étamines sont partiellement transformées en carpelles (*Papaver somniferum polycephalum*). L'anomalie qui distingue cette race du Pavot à opium ordinaire apparaît sur d'autres espèces après des sections de tiges (Blaringhem) ou après des hybridations (Godron). La métamorphose sexuelle des fleurs des panicules du Maïs provoquée par des mutilations (Blaringhem) s'observe accidentellement et sporadiquement lorsqu'on cultive le Maïs sur des solutions salines plus ou moins concentrées (expériences de Knop, 1878; de Mazé et Perrier, 1904) et toujours après l'infestion de la plante par les spores du charbon (Brefeld). Ces changements de sexualité ont provoqué, dans un cas, le développement de trois étamines stériles dans les épillets femelles et le résultat est la

variété fixée du Maïs pseudo-androgyne. Ici, l'anomalie sexuelle la plus fréquente est instable et son hérédité est incomplète; l'anomalie rare a fourni la variété stable.

L'action favorable ou défavorable de la nutrition sur le développement des anomalies explique cette apparente instabilité, mais le caractère nouveau propre aux espèces de Pavots, de la Joubarbe et du Maïs de présenter des métamorphoses sexuelles en paraît indépendante; à ce caractère, dont la mise en activité suffit pour définir le changement c'est-à-dire la mutation, se superposent des changements d'amplitude, des oscillations en plus ou en moins qui sont la conséquence directe de la nutrition plus ou moins favorable. La mutation n'exclut point les fluctuations; ce sont deux modes de variation indépendants, qu'on peut étudier à part, mais qui sont aussi parfois superposés.

Il ne faut pas d'ailleurs attendre de la mutation une véritable transmutation des espèces, ou plutôt des caractères, au sens qu'indiquait A. de Quatrefages dans une critique des théories transformistes[1]. « Les transformistes admettent qu'une dernière variation fait de l'espèce A une espèce nouvelle B, entièrement distincte de l'espèce A. — Or, ce phénomène, s'il se produisait réellement, ne serait plus de la variation. Ce serait de la *transmutation* dans le sens strictement alchimique du mot. » Les mutationistes limitent leur ambition à faire admettre que les espèces élémentaires, les variétés, les lignées différentes dérivent les unes des autres par des changements brusques.

Toutefois, la comparaison entre les espèces chimiques et les espèces vivantes, introduite par A. de

1. *Revue Scientifique*, 20 juillet 1889.

Quatrefages, mérite d'être reprise et discutée. Entre la stabilité absolue de la matière et les transmutations, il y a des transformations intermédiaires qu'on étudie en chimie. Les mutations et les hybridations nous permettent d'étudier la transformation des espèces vivantes comme on étudie la transformation des corps chimiques.

Née de la classification empirique par groupes analogues des corps en pierres, en acides, en métaux, en poisons, la chimie n'est devenue une science véritable qu'après la découverte de procédés d'analyse qui ont conduit à la préparation de corps qui ne changent plus ou qui sont des *états limites* qu'on ne peut plus simplifier. Lavoisier a deviné l'existence des éléments ou *corps simples* et ses successeurs ont imposé cette notion que « toute substance minérale, organique ou même vivante est le résultat de la combinaison de plusieurs corps simples ». On en a découvert 80 environ et on les a divisés en métalloïdes et en métaux d'après leurs propriétés; dans chaque série, on a dû faire des groupes d'après les affinités, et la découverte de ces affinités a eu pour point de départ les analogies des corps composés obtenus par l'union de quelques corps simples entre eux.

On a d'abord étudié un assez grand nombre d'unions qui ne sont que des mélanges, masses homogènes où chaque corps conserve son individualité; les alliages sont des mélanges fondus, homogènes en apparence et jouissant souvent de propriétés, nous pouvons dire de caractères, que ne possèdent pas les métaux purs qui entrent dans leur composition; mais l'objet le plus immédiat de la chimie, c'est l'étude, la destruction et la reconstruction des *composés définis*, des véritables *espèces chimiques*, ayant toujours les mêmes caractères d'aspect, de forme, de couleur, de saveur, qu'on sait formées de quelques

corps simples groupés en équilibres, dont les associations se font suivant des proportions multiples ou sériées.

Sans que les naturalistes aient pu s'en défendre, ils ont trouvé, dans les progrès rapides de la chimie au XIXe siècle, un modèle vers lequel tendent leurs efforts. Après avoir essayé en vain l'analyse et la reconstitution de la matière vivante, ils ont comparé leur classification des êtres aux classifications plus modernes, mais simples et fécondes des corps chimiques. Le mendélisme, théorie nouvelle de l'hérédité réapparue à la suite de la mutation, et la mutation elle-même sont deux phases plus ou moins indépendantes du besoin qui nous presse d'homologuer les transformations des corps vivants à celles des corps bruts.

Les tendances des espèces, les phases d'équilibre auxquelles j'ai fait allusion si souvent dans ce livre (p. 3, 303, 316, 329) montrent les liaisons qui existent entre les espèces vivantes et leurs formes ancestrales ou dérivées; ces liaisons sont régies par des lois analogues à celles des proportions définies et des proportions multiples.

La loi de la substitution de Laurent et Dumas correspond assez exactement à la règle de Mendel; comme celle-ci, elle est insuffisante pour fournir les bases d'une bonne classification des phénomènes. La table de Mendeleef, publiée en 1869, d'après laquelle on admet que les propriétés générales des éléments chimiques sont des fonctions périodiques de leur poids atomique, me paraît revivre sous une forme plus compliquée dans la série de Fibonacci, qui régit la distribution des feuilles autour des tiges, celle des bractées autour des axes floraux, et surtout la fréquence des ligules des Composées sauvages et de leurs variations horticoles. En un mot, l'association des caractères et des qualités ne se produit pas au

hasard des circonstances, mais d'après des règles dont la découverte constitue le but et l'essence même de la science de l'Évolution.

Dans cette comparaison des phénomènes biologiques et chimiques, la mutation, qui fait passer un organisme vivant d'un état d'équilibre héréditaire A à un état d'équilibre héréditaire nouveau B, peut être homologuée au phénomène de la dissociation découvert en chimie par Henri Sainte-Claire Deville. Les composés qui se détruisent et se reconstruisent sont indépendants des circonstances extérieures, de l'énergie calorifique ou électrique qui déterminent les changements d'équilibre; les mutantes sont, à mon avis, des produits de la dissociation de l'espèce, indépendants des accidents, des mutilations, du gel, de la chaleur excessive, de l'hybridation, du parasitisme qui sont les causes immédiates de la dissociation. Les nouvelles formes d'équilibre, définies par le développement de certains organes mâles ou de certains organes femelles, sont propres aux espèces Maïs, Joubarbe, Lychnide, Crabe qui les offrent; les parasites, les mutilations, les solutions salines, qui provoquent la métamorphose d'un type en un autre, sont les circonstances qui déterminent l'instabilité caractéristique de toute dissociation.

Ainsi, les problèmes soulevés par les découvertes récentes sur la transformation brusque des espèces sont de plusieurs ordres :

1° Il faut chercher à établir la série des possibilités de formes que peuvent fournir les membres d'une espèce, d'une lignée et, pour cela, tenir compte des affinités systématiques, des caractères propres aux divers stades de croissance (de jeunesse, d'état adulte ou de mort) des réactions au milieu, aux parasites, aux maladies, des anomalies et des monstruosités; cet ensemble de faits permettra de définir des familles d'êtres vivants

homologues. Il en résultera une classification biologique sensiblement différente de la classification systématique qui repose uniquement sur la subordination de certains caractères à d'autres aussi importants.

2° Il faut, d'autre part, étudier les circonstances qui permettent de faire passer une forme, un composé défini d'un état d'équilibre à un autre état d'équilibre; il faut chercher les causes immédiates et récentes de la mutabilité, qui est une période de dissociation des caractères des espèces.

Un troisième problème, plus étudié peut-être, est celui du mécanisme de l'hérédité ; les mendéliens le ramènent actuellement à l'analyse des caractères indépendants, les chimistes diraient à la recherche des corps simples. Voici un premier résultat acquis :

La loi de la substitution des corps simples dans les corps chimiques, énoncée par Laurent et Dumas, peut être formulée ainsi : « Dans les molécules chimiques, les corps simples peuvent se substituer les uns aux autres, atome pour atome, sans que l'équilibre général de la molécule soit altéré. » Lorsqu'une lame de Zinc séjourne un temps suffisant dans une solution de Sulfate de cuivre de formule SO^4Cu, le Cuivre prend la place du Zinc, se précipite, tandis qu'il se forme un sel analogue, le Sulfate de zinc, SO^4Zn, qui possède un grand nombre des propriétés du Sulfate de cuivre, en particulier celles qui concernent les équilibres chimiques.

Les découvertes des mendéliens nous font assister, depuis dix ans, à une multitude d'exemples analogues de substitution de caractères dans des organismes vivants, sans que l'équilibre de ces organismes, c'est-à-dire leur croissance, leur maturation sexuelle et leur reproduction, subisse un ébranlement de cette substitution. Grâce à ces découvertes, il est possible d'étudier avec précision les *lois de l'hérédité*, c'est-à-dire

la transmission intégrale aux enfants d'un caractère présenté par les parents. On introduit dans une famille d'individus à peau blanche un caractère tel que le pigment noir de la peau et l'étude de l'hérédité se ramène à constater la présence ou l'absence du pigment noir sur les descendants de la famille isolée, c'est-à-dire placée dans des conditions telles qu'il ne puisse se produire de nouvelles substitutions de caractères.

L'hypothèse sur laquelle repose cette étude de l'hérédité est évidemment l'indépendance absolue des caractères qui se substituent les uns aux autres. La négation de la transmutation des corps simples entre eux est le fondement de la chimie de Lavoisier, de même que l'axiome de l'indépendance des caractères de forme ou de fonction des êtres vivants est le point de départ de la théorie mendélienne de l'hérédité. Dans l'un et l'autre cas, il faut toujours tenir compte de ces principes fondamentaux. Les chimistes n'ont guère pu faire d'erreur sur ce point, car leurs recherches ont été précédées de plusieurs siècles durant lesquels les alchimistes ont essayé en vain de réaliser la transmutation des corps ; il n'en est pas de même des naturalistes et des mendéliens ; les plus hardis n'hésitent pas à vouloir expliquer par des combinaisons de caractères simples l'acquisition de caractères nouveaux, c'est-à-dire l'évolution. Il y a là une erreur de principe qui doit être signalée.

L'hypothèse complète que Mendel[1] lui-même a faite est bien différente de l'axiome de l'indépendance des caractères. Sous sa forme la plus simple, elle est l'exposé des résultats de croisements entre races de Pois et dérive de la constatation que les Pois hybrides aboutissent à des formes constantes qui

1. MENDEL. *Versuche über Pflanzenhybriden*, 1865.

représentent les substitutions possibles de caractères des parents. « Les différentes formes constantes apparaissant dans le produit d'une plante et même d'une seule fleur; il paraît nécessaire d'admettre qu'il se forme dans l'ovaire des hybrides, d'une part, autant de sortes d'ovules, — dans les anthères des hybrides, d'autre part, autant de sortes de cellules polliniques, — qu'il peut y avoir de *formes combinées constantes.* » Mais, après avoir exposé les cas irréguliers des hybrides de Haricots (*Phaseolus*) ou d'Épervières (*Hieracium*), Mendel ajoute : « Chez *Pisum*, les recherches ont montré que les hybrides produisent un nombre égal de cellules ovulaires et polliniques *de différentes sortes* et ce seul fait explique la variabilité de leur descendance. Pour les hybrides dont les descendants se comportent de la même façon, nous pouvons fournir la même explication; mais pour les hybrides (il en existe), qui restent constants, il paraît possible d'admettre que leurs cellules sexuelles sont de même nature que la cellule hybride initiale...; la *cellule intermédiaire*, qui résulte de la fusion d'un ovule et d'une cellule pollinique de nature différente, devient la base de l'organisme hybride dont le développement suit nécessairement une autre loi que celle des deux plantes souches. Si la compensation est complète, c'est-à-dire si l'on admet que l'embryon hybride est formé de cellules identiques et dans lesquelles les différences sont *combinées totalement et d'une façon permanente*, il en résultera que l'hybride, de même que tout autre végétal fixé, restera invariable dans sa descendance. »

Les mendéliens les plus passionnés, à la tête desquels il faut placer M. Bateson et son école, n'attribuent de valeur qu'à la règle de substitution. M. Tschermak avec la notion d'hybridmutation, M. de Vries sous le nom de croisements unisexuels, acceptent les conséquences de toute l'œuvre de Mendel;

j'aurai l'occasion de montrer ailleurs que je me rallie à leur opinion. Il me suffit ici d'avoir précisé et opposé les notions de substitution des caractères (hybrides dits mendéliens) et de combinaisons des caractères (hybrides stables) pour établir que la mutation, productrice des caractères nouveaux, ne peut être rattachée à l'un ou à l'autre de ces processus.

FIN

INDEX ALPHABÉTIQUE

TABLE DES MATIÈRES

LIVRE V

FLUCTUATIONS ET MUTATIONS

LIVRE VI

LES MUTATIONS EXPÉRIMENTALES
(Hybridations et Mutilations.)

5873-8-11. — PARIS. — IMP. HEMMERLÉ ET Cie
Rue de Damiette, 2, 4 et 4 *bis*.